S 6072
-45.

FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

45

REPTILES
SAURIENS IGUANIDAE

par
Charles P. BLANC
Zoogéographie, Université Paul Valéry, Montpellier

Volume honoré d'une subvention de l'AUPELF
(Association des Universités
partiellement ou entièrement de langue française)

ORSTOM CNRS

Paris
1977

BIBL. DU MUSEUM PARIS

.45.

Source : MNHN, Paris

FAUNE DE MADAGASCAR

Collection fondée en 1956 par M. le Recteur Renaud PAULIAN
Correspondant de l'Institut
Recteur de l'Académie de Bordeaux
(alors Directeur-adjoint de l'IRSM)

Collection honorée d'une subvention de l'Académie des Sciences (fonds Loutreuil)

Comité de patronage

Son Excellence M. le Dr RAKOTO RATSIMAMANGA, membre correspondant de l'Institut, Paris. — M. le Ministre de l'Éducation nationale, Tananarive. — M. le Président de l'Académie Malgache, Tananarive. — M. le Recteur de l'Université de Tananarive. — M. le Professeur de Zoologie de l'Université de Tananarive. — M. le Directeur général du CNRS, Paris. — M. le Directeur général de l'ORSTOM, Paris.

M. le Professeur Dr J. MILLOT, membre de l'Institut, fondateur et ancien directeur de l'IRSM, Paris. — M. le Professeur R. HEIM, membre de l'Institut, Paris.

MM. les Professeurs J. DORST, membre de l'Institut, directeur du Muséum national, Paris; J.-M. PÉRÈS, membre de l'Institut, Marseille; A. CHABAUD, Paris; C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Paris; P. LEHMAN, Paris; M. RAKOTOMARIA, Tananarive.

Comité de rédaction : M. R. PAULIAN, Président; MM. C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, P. DRACH, P. GRIVEAUD, A. GRJEBINE, J.-J. PETTER, G. RAMANANTSOAVINA, P. ROEDERER, P. VIETTE (secrétaire).

Les volumes de la « Faune de Madagascar », honorés d'une subvention de la République Malgache, sont publiés avec le concours financier du Centre National de la Recherche Scientifique et de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer.

Source : MNHN, Paris

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00311227.2
Source : MNHN, Paris

S 6072
- 45 -

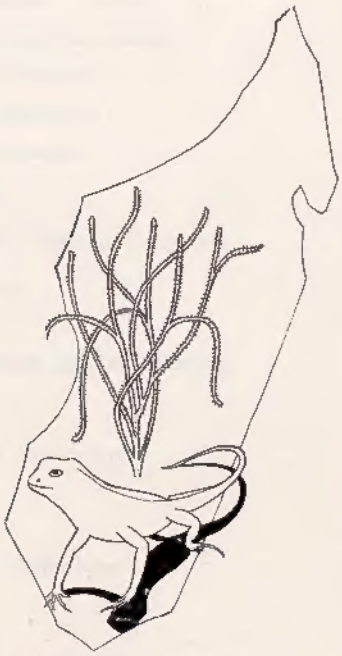
FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

45

REPTILES
SAURIENS IGUANIDAE

par
Charles P. BLANC
Zoogéographie, Université Paul Valéry, Montpellier



Volume honoré d'une subvention de l'AUPELF
(Association des Universités
partiellement ou entièrement de langue française)

ORSTOM CNRS

Paris
1977

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Pages

Préface 7

Introduction 9

Historique 11

Taxonomie 12

Clé de détermination 13

Première partie : **Présentation des Iguanidés malgaches**

A - Genre *Oplurus* 20

I. — *Oplurus cyclurus* 20

II. — *Oplurus cuvieri cuvieri* 28

III. — *Oplurus quadrimaculatus* 34

IV. — *Oplurus fierinensis* 42

V. — *Oplurus grandidieri* 47

VI. — *Oplurus saxicola* 53

B - Genre *Chalarodon* 59

VII. — *Chalarodon madagascariensis* 59

Observations biologiques 66

Deuxième partie : **Relations phylogénétiques**

A - Morphologie 78

I. — Ecaillure et coloration 78

II. — Biométrie 94

III. — Hémipénis 115

IV. — Squelette céphalique 118

B - Comportement 142

V. — Mouvements de parade 142

C - Écologie 148

VI. — Répartitions 148

D - Cytologie 155

VII. — Caryotypes 155

Source : MNHN, Paris

Pages

E - Sérotaxonomie 161

VIII. — Lactico-déshydrogénase 163

IX. — Protéines sériques 171

X. — Immunologie 174

Conclusions 178

Références bibliographiques 185

Index alphabétique 197

Source : MNHN, Paris

PRÉFACE

La petite famille des *Iguanidae* constitue l'un de ces joyaux de la faune malgache : un groupe dont la présence est illogique au point de vue biogéographique, tout à la fois homogène et diversifié, où s'exercent les forces de spéciation caractéristiques du peuplement d'une place vide.

Ce sont ces groupes que les biogéographes utilisent avec prédilection et dont ils tirent des arguments parfaitement contradictoires et trop souvent péremptoires, simplement parce qu'ils ont oublié les sages préceptes d'un JEANNEL ou d'un BRUNDIN, qui font d'une précise connaissance des espèces et des genres le point de départ de toute réflexion plus générale.

Mais, pour trop de ces groupes, à Madagascar comme dans tous les autres pays tropicaux, les documents dont disposent les chercheurs se limitent à des spécimens morts, plus ou moins bien conservés et dont la seule morphologie externe peut être étudiée.

En créant, en 1956, la série de la *Faune de Madagascar*, j'avais l'espoir que cette initiative, provoquant un développement des recherches sur ce paradis des naturalistes, permettrait, par l'association du travail sur le terrain et de l'étude en laboratoire, de faire progresser notre compréhension de l'origine et de l'évolution de l'une des faunes les plus remarquables du monde. Ainsi s'explique que parmi des volumes de forme classique, qui constituent la base de notre connaissance de bien des groupes malgaches, se soient glissés, de plus en plus fréquemment, des volumes apportant une véritable monographie, aussi biologique que taxonomique, des espèces malgaches. C'est ce qui caractérise les textes traitant des *Anophelinae*, des *Archaea*, des Gastéracanthes, des *Scaritinae*, des Lémuriens.

L'ouvrage d'aujourd'hui se situe dans cette lignée et consacre plus des deux tiers de son volume à des études approfondies de l'ostéologie, de la caryologie, de la sérotaxonomie, mais aussi de la biologie, des quelques espèces malgaches d'*Iguanidae*.

S'il ne nous apporte pas, pour autant, la solution du problème biogéographique posé par la présence de la famille à Madagascar, du moins offre-t-il aux chercheurs américains et mélanésiens, la base des indispensables comparaisons d'où peut naître une meilleure compréhension de l'origine et de la distribution de ces Sauriens. Il répond donc au souhait de tous les chercheurs préoccupés de biogéographie mondiale.

L'inlassable énergie, la curiosité sans cesse en éveil, l'art d'utiliser au mieux toutes les ressources disponibles, ont marqué l'élaboration sur le terrain et la rédaction de ce travail; il constituera un apport essentiel à l'herpétologie et fait honneur à son auteur.

Source : MNHN, Paris

Je souhaite que le succès qu'il rencontrera sûrement, confirme l'intérêt que les scientifiques portent à la fois à la faune malgache et à la *Faune de Madagascar*.

Je souhaite aussi qu'il encourage d'autres naturalistes à préparer des études conçues dans le même esprit et dont le besoin se fait sans cesse davantage sentir.

Bordeaux, 1er *octobre* 1974

R. Paulian

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les Iguanidés sont représentés à Madagascar par les deux genres endémiques *Oplurus* et *Chalarodon*, renfermant sept espèces (la population isolée sur la Grande-Comore et élevée au rang subspécifique par F. Angel (1942), ne sera pas incluse dans ce travail). Des cinq familles de Lacertiliens que compte la faune malgache, celle des Iguanidés pose un problème de zoogéographie particulièrement intéressant. Sa distribution, essentiellement néotropicale : Amérique, îles Galapagos, englobe Madagascar et les îles Fidji, qui hébergent les deux espèces du genre endémique *Brachylophus*. L'absence d'Iguanidés vivants et, dans l'état actuel de nos connaissances, de tout document paléontologique sur les continents entourant Madagascar : Afrique, Asie, Australie, est l'un des thèmes favoris des biogéographes (revue *in* C.P. Blanc, 1972 : 501), qui a contribué à justifier l'opinion de L. Cuénot (1932) : « Le peuplement de Madagascar et des îles voisines est la plus difficile énigme de la géographie zoologique ».

Ce travail a pour but de dégager les traits essentiels des relations entre les divers Iguanidés malgaches aux niveaux générique et spécifique. La littérature (*in* F. Angel, 1942; C.P. Blanc, 1969 *a*) met en évidence des différences morphologiques et écologiques importantes entre les deux genres. Leur dispersion à très grande distance incite à un examen soigné de leurs rapports. Complété ultérieurement par une étude analogue au niveau familial, nous espérons qu'il permettra de retracer la phylogenèse de ces représentants isolés dans l'océan Indien.

Une recherche de ce type impose le choix d'éléments de comparaison aussi variés que possible. Cependant, bien que cela soit peu satisfaisant pour l'esprit, nous devons nécessairement en limiter les termes, à cause des possibilités locales limitées d'investigations, mais aussi du souci d'éviter les redondances. Chaque espèce est abordée à cinq niveaux différents :

— régional : répartition, écologie générale;

— local : comportement des mâles au sein d'une population;

— individuel : morphologie, anatomie (ostéologie crânienne);

— cellulaire : caryotypes;

— moléculaire : biochimie (protéines sériques, déshydrogénases lactiques) et immunologie.

Compte tenu de leur publication dans la *Faune de Madagascar*, nos résultats seront présentés en deux parties :

— la première, systématique, apporte des précisions sur chacune des espèces aux points de vue morphologie (coloration, description de l'hémipénis, biométrie), répartition et écologie;

— la seconde est réservée à l'analyse des éléments de comparaison : nous utiliserons les résultats apportés dans la première partie ainsi que ceux dont la

Source : MNHN, Paris

présentation se prêtait mal à une fragmentation espèce par espèce (ostéologie crânienne, mouvements de parade, cytogénétique), ou qui, comme l'immunologie, exigent d'emblée un contexte comparatif.

En dépit de leur intérêt, souvent souligné par les biogéographes, ces Lézards n'ont été, jusqu'ici, l'objet que d'un nombre limité de travaux zoologiques ou biologiques.

Ce travail a pu être réalisé grâce :

— à la collaboration de Mme F. Blanc, qui assura l'étude des relations sérotaxonomiques et réalisa les préparations chromosomiques;

— au concours de M. Ch. Domergue, qui se chargea de la préparation des hémipénis et de leur illustration photographique;

— à l'aide technique et aux conseils que nous avons reçus.

Nous avons le plaisir de remercier :

M. le Recteur R. Paulian, qui a bien voulu rédiger la préface de ce travail, nous conseilla sa publication dans la *Faune de Madagascar* et favorisa sa rédaction en nous accueillant dans son service à Montpellier;

M. le Professeur R. Legendre, qui, en nous ouvrant l'accès de son Laboratoire de Zoologie-Biologie générale à la Faculté des Sciences de Tananarive, a permis nos premiers et exaltants contacts avec la nature malgache; nous ne pouvons oublier ses conseils et son aide : il guida et favorisa toujours, malgré les difficultés, nos sorties sur le terrain, puis nous accorda les ressources techniques de son service à Montpellier;

M. le Professeur J. Guibé, qui fut l'instigateur de ces recherches en attirant notre attention sur l'intérêt des Iguanidés malgaches;

M. le Professeur Ch. Devillers, qui assura la direction scientifique de nos premières recherches sur quelques aspects de la biologie de *Chalarodon madagascariensis* permettant une approche particulière de ce groupe;

MM. les Docteurs E.R. Brygoo, Directeur de l'Institut Pasteur, J. Serre, Directeur de l'Institut d'Élevage tropical, à Tananarive, ainsi que leurs collaborateurs, pour l'aide technique qu'ils nous ont apportée. Sans leur bienveillante compréhension plusieurs chapitres n'auraient pu être écrits;

M. le Professeur P. Cazal, Directeur du Centre de Transfusion sanguine à Montpellier pour son accueil et nos collègues de l'U.E.R. de Mathématique de l'Université Paul Valéry à Montpellier grâce à qui l'exploitation des données biométriques a pu être réalisée.

Nous aimerions également remercier tous nos amis, à Madagascar et en France, pour leurs conseils et leur aide matérielle, tant au laboratoire que sur le terrain, en particulier pour les récoltes et les prospections dans les régions d'accès difficile.

Nous adressons notre reconnaissance à nos excellents collaborateurs, M. Razafimanpiandra, agent technique si dévoué à Tananarive, Mme C. Barret, qui assura la dactylographie et M. B. Darras, qui exécuta l'illustration de ce travail.

Source : MNHN, Paris

HISTORIQUE

F. Angel (1942) a retracé les principales étapes de la découverte des Lézards de Madagascar. Nous apporterons à son étude quelques compléments, concernant les Iguanidés, expliquant les vicissitudes qui ont marqué la nomenclature de plusieurs espèces, et qui proviennent d'une série d'erreurs et de confusions répétées :

1. Albertus Seba, en 1734, décrit, dans son Thesaurus, sous le nom de *Lacerta Brasiliensis*, ou Quetzpaleo (1), un Lézard qu'il croit originaire du Brésil; il en donne une figure (pl. 97, fig. 4). Les caractères morphologiques : petite crête nuchale, demi-colliers noirs très marqués au niveau des épaules, cycles d'écailles caudales acuminées alternativement longs et courts (à l'exception de sa langue bifide !) sont ceux d'*Oplurus c. cuvieri*.

Cette figure aurait, notamment, servi à Laurenti (1768 : 52) pour décrire *Cordylus brasiliensis*, que B. Merrem (1820 : 56), place dans la synonymie d'*Oplurus cyclurus*, et à Lacépède (Rept. *in* 4°, 2 : 497) pour illustrer un fouette-queue (*Uromastix*) appelé aussi Quetzpaleo.

2. En 1820, Blasius Merrem décrit (p. 56), dans le genre *Uromastyx*, l'espèce *U. cyclurus* (= *O. cyclurus*), la considérant aussi comme originaire du Brésil.

3. G. Cuvier, en 1829 (p. 47), crée, pour les Quetzpaleo, le genre *Oplurus*, considéré comme monospécifique (p. 48) : *Oplurus Torquatus* Cuv. Le Baron Georges Cuvier indique (p. 47, note infrapaginale 2) que le *Tropidurus to(r)quatus* Wied, 1821, ne serait pas, comme le Prince Maximilien de Wied l'avait pensé, le Quetzpaleo de Seba.

4. Dans l'ouvrage de E. Griffith (1831), J.E. Gray (p. 139) donne une traduction du texte de G. Cuvier (1829 : 47) puis, dans la seconde partie (p. 41), le met en synonymie du binôme *Tropidurus cuvieri*, Gray :

« *Cuvieri's Tropidurus. Trop. Cuvieri*, Gray. *Oplurus Torquatus* Cuv. ij 48. Seba j.t. 94 f. 4 ».

5. A.M.C. Duméril et G. Bibron (1837 : 361), redécrivant vraisemblablement l'exemplaire de G. Cuvier, le nomment *Oplurus sebae*, binôme qui sera en général utilisé ultérieurement. (Cette espèce est toujours considérée comme brésilienne). Ils placent les Oplures parmi les Iguaniens.

6. Le nom générique sera modifié par L. Fitzinger (1843 : 76) en *Hoplurus* orthographe plus conforme à l'étymologie, qui sera le plus souvent utilisée par la suite.

7. Ensuite, *O. quadrimaculatus*, en 1851, sera nommé par A. et C. Duméril

---

(1) Quetzpaleo serait une corruption du mexicain : « aqua quetz pallia », l'un des noms de l'Iguane (G. Cuvier, 1829 : 47).

Source : MNHN, Paris

8. En 1854, W. Peters fonde le genre *Chalarodon* et décrit *Ch. madagascariensis*, sur un exemplaire récolté par A. Voeltzkow, près de Saint-Augustin.

9. A. Grandidier recueille et décrit lui-même *O. saxicola* et *O. fierinensis*, en 1869.

10. Enfin, en 1900, F. Mocquard fait connaître le dernier : *O. grandidieri*.

TAXONOMIE

La taxonomie des Iguanidés malgaches a subi des modifications récentes en application des règles de priorité.

1) J.M. Savage (1952) établit que :

a) Le nom *Oplurus* Cuvier, 1829, monotype *O. torquatus* Cuvier, 1829 = *Tropidurus cuvieri* Gray, 1831, est seul valable. L'orthographe amendée *Hoplurus* de Fitzinger, 1843, basée sur le monotype *Oplurus sebae* Duméril et Bibron, 1837 = *Tropidurus cuvieri* Gray, 1831, nom substitutif d'*Oplurus torquatus* Cuvier, 1829, ne peut être retenue.

b) Le type du genre : *Oplurus torquatus* Cuvier, 1829, est un homonyme secondaire de *Tropidurus torquatus* Wied-Neuwied, 1821. Le premier terme acceptable pour l'espèce décrite par Cuvier est *Tropidurus cuvieri* Gray, 1831. *Oplurus sebae* A.M.C. Duméril et Bibron, 1837, étant apparemment le même spécimen que l'*Oplurus torquatus* de Cuvier, tombe en synonymie du terme antérieur de Gray, 1831.

La systématique des *Oplurus* s'établit donc comme suit :

Oplurus cyclurus (Merrem), 1820;

Oplurus c. cuvieri (Gray), 1831 avec une sous-espèce comorienne : *O. cuvieri comorensis* (Angel), 1942;

Oplurus quadrimaculatus Duméril, 1851;

Oplurus saxicola A. Grandidier, 1869;

Oplurus fierinensis A. Grandidier, 1869;

Oplurus grandidieri (Mocquard), 1900.

2) R. Etheridge (1969) (1), a proposé en vertu de la Loi de Priorité, la conservation du nom générique *Chalarodon* Peters, 1854 (espèce type, par monotypie : *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854) et l'invalidation des termes suivants :

— nom générique : *Tropidogaster* Duméril et Bibron, 1837;

— nom générique : *Tritropis* Fitzinger, 1843;

— nom spécifique : *blainvilii* Duméril et Bibron, 1837, publié dans le binôme *Tropidogaster blainvilii* (2).

La Commission internationale de Nomenclature zoologique en 1970 a entériné ces propositions (*Opinion* 955; R.V. Melville, 1971).

(1) *Bull. zool. Nomencl.*, 1969, 25 : 224-226.

(2) Holotype 6869 (Ig. 241-19) : 1 exemplaire d'origine inconnue.

Source : MNHN, Paris

CLÉ DE DÉTERMINATION

En 1909, F. Mocquard, dans son « Synopsis des Familles, genres, espèces des Reptiles écailleux et des Batraciens de Madagascar », élabore la première clé complète de détermination des Iguanidés malgaches. En 1942, F. Angel fournit un tableau des espèces particulièrement détaillé, dans son volume : *Les Lézards de Madagascar.*

Nous avons élaboré, ci-dessous, une clé simplifiée, essentiellement pratique, pour les genres et les espèces.

Clé de détermination des genres

— Crête dorsale continue de la nuque à la base de la queue. . . . . **Chalarodon**

— Crête dorsale absente ou limitée à la nuque. . . . . **Oplurus**

Clé de détermination des espèces du genre **Oplurus**

1. Écailles caudales fortement acuminées formant des verticilles saillants, très marqués; une petite crête nuchale; base de la queue non déprimée. 2

1'. Écailles caudales épineuses mais formant des verticilles peu saillants; absence totale de crête; base de la queue déprimée 3

2. Verticilles tous égaux et acuminés . . . . . **O. cyclurus**

2'. Verticilles alternativement de taille très inégale . . . . . **O. c. cuvieri** (3)

3. Ecailles dorsales grossièrement granuleuses, queue modérément déprimée à sa base; quatre séries longitudinales dorsales de grandes taches sombres, plus ou moins distinctes . . . . . **O. quadrimaculatus**

3'. Ecailles dorsales finement granuleuses, base de la queue et corps fortement déprimés (2 replis longitudinaux bien marqués le long des flancs), pas de grandes taches sombres dorsales. 4

4. Ecailles de la région vertébrale hexagonales, plus grandes que les écailles latéro-dorsales, écailles temporales agrandies. . . . . **O. grandidieri**

4'. Ecailles de la région vertébrale semblables aux écailles latéro-dorsales 5

5. Coloration dorsale brunâtre, avec des vermiculations, écailles temporales agrandies, striées ou carénées . . . . . **O. saxicola**

5'. Coloration dorsale gris verdâtre uniforme, écailles temporales ne présentant pas les caractères ci-dessus . . . . . **O. fierinensis**

---

(3) La sous-espèce comorienne *O. c. comoriensis* (Angel), 1942, fondée sur trois exemplaires (2 ex. syntypes n° 22-298 et 22-299, origine Grande-Comore, *Avignon*, et 1 ex. syntype 08-34, origine Grande-Comore, *Humblot*) s'en distinguerait, selon cet auteur, par une « variété spéciale de coloration » et son ornementation. Ce dernier caractère, notamment, nous paraît discutable et des études plus précises sont souhaitables pour définir les relations entre la forme comorienne et celle de la Grande Ile dont, certainement, elle dérive.

Source : MNHN, Paris

Noms vernaculaires. — Les noms vernaculaires des Reptiles varient souvent, pour une même espèce, d'une ethnie à l'autre et, inversement, les mêmes noms s'appliquent parfois à des espèces différentes. Aussi imagés soient-ils, ils ne sont, pour les Iguanidés, que d'un intérêt relatif car ils ne reflètent que de façon approchée leur systématique. Les Chalarodons sont nettement distingués et connus sous le nom de « Dangalia », que leur donnent les Vezo. Les vocables par lesquels sont le plus souvent désignés les Oplures sont, selon les régions : « Sitry » pour les Oplures en général, et notamment pour *O. c. cuvieri*, seule espèce dans le Nord-Ouest de la Grande-Ile, ou « Androngo » avec, parfois, une distinction entre « Androngohazo » = gros lézards d'arbres, pour les Oplures arboricoles, et « Androngovato » = gros lézards de rochers, pour les Oplures rupicoles. Les Masikoro de la vallée du Fiherenana, près de Tuléar, confondant *O. quadrimaculatus* et *O. fierinensis*, sympatriques, les appellent : « Razamboay », littéralement « mère (= ancêtre) des Crocodiles ».

Cette imprécision du vocabulaire local tient au peu d'intérêt que les Malgaches portent aux Iguanidés. Vivant à proximité même des villages, les Oplures ou les Chalarodons très actifs, diurnes, curieux, sont bien connus. Difficiles à capturer étant très agiles, inoffensifs, ils ne sont ni maltraités par les enfants ni l'objet d'interdits, ou « fady », mais tout au plus d'une certaine crainte pour leur morsure. Une symbiose s'établit : les Iguanidés contribuent à débarrasser les habitants de tous les Insectes, Mouches notamment, qui pullulent sur les déchets divers, épandus autour des villages.

Source : MNHN, Paris

Première partie

PRÉSENTATION DES ESPÈCES

Nous indiquerons les caractères les plus remarquables relatifs notamment à la coloration des adultes et des jeunes, à la morphologie de l'hémipénis, ainsi que des données biométriques et des précisions sur la répartition et l'écologie. Nous préciserons, auparavant, les méthodes et le matériel utilisés pour chacune de ces investigations.

1. Coloration. — Une première série d'indications sur la coloration générale (parfois en alcool), ainsi qu'une illustration, des divers Iguanidés malgaches a été apportée par F. Angel (1942). Nous nous proposons de compléter ces données en précisant, pour chaque espèce, les principales variations individuelles, ainsi que les différences sexuelles. La distinction des sexes est parfois peu aisée chez les Iguanidés. En particulier, le renflement de la base de la queue des mâles, dû au développement des hémipénis, caractère commode chez beaucoup de Lézards comme les Caméléons par exemple, est ici peu marqué. Nous décrirons la livrée juvénile des diverses espèces dans le souci pratique de permettre leur identification, et aussi pour la compréhension qu'elle apporte dans l'interprétation du pattern adulte.

Nous discuterons, dans la seconde partie, de l'intérêt de ces observations dans la recherche des affinités interspécifiques.

Matériel. — Nous avons examiné, pour cette étude, environ deux cents spécimens, et utilisé des documents photographiques et cinématographiques en couleur, de chaque espèce en période de reproduction.

Les localités d'origine sont les suivantes :

— *Chalarodon madagascariensis* : Tuléar.

— *Oplurus cyclurus* : Tuléar, Isalo.

— *O. c. cuvieri* : Majunga, Soalala, Maevetanana, Ambato-Boeni.

— *O. quadrimaculatus* : Ambositra, Andringitra, Tuléar, Isalo, Ibity.

— *O. fierinensis* : Tuléar.

— *O. grandidieri* : Ihosy, Ankaramena.

— *O. saxicola* : Horombe, Tsihombe, Beraketa, Tranomaro.

2. Hémipénis. — Nous décrirons les particularités morphologiques des hémipénis dévaginés : leur préparation nécessite du matériel frais, vivant ou congelé, mais elle permet une meilleure étude de ces organes.

Les préparations ont été effectuées par notre collègue Ch. A. Domergue, selon sa propre technique, par injection d'une masse colorée, fixation dans un bain formolé et prélèvement de l'organe.

Source : MNHN, Paris

La terminologie variant, avec les auteurs, nous désignerons, compte tenu de l'orientation naturelle de l'hémipénis dévaginé, les différentes faces de la façon suivante : face antérieure, celle qui porte le sillon spermatique; face médiale, celle en regard du plan sagittal. Les faces opposées seront respectivement qualifiées de postérieure et de latérale. L'extrémité distale, en vue supérieure, est appelée face apicale.

Nous apporterons des précisions, pour chaque espèce, sur la forme générale et chacune des trois parties : pédoncule, corps, apex, de l'hémipénis. Les dimensions de l'apex seront toujours fournies dans l'ordre suivant : diamètre transversal × diamètre antéro-postérieur. La longueur totale est mesurée du point le plus élevé de l'apex à la base du pédoncule. Les dimensions et un certain nombre de caractères pouvant varier avec l'état de turgescence produit par la masse d'injection, nous avons toujours effectué des comparaisons sur les deux hémipénis du même animal.

Nous discuterons dans la seconde partie leur contribution à la classification naturelle des Iguanidés malgaches. L'importance de la morphologie des hémipénis chez les Reptiles a été soulignée par H.G. Dowling et J.M. Savage (1960).

Matériel. — Une bonne préparation des deux hémipénis dévaginés a été obtenue chez un mâle adulte de chaque espèce (tableau 1).

Tableau 1 : Caractéristiques des exemplaires utilisés pour la préparation des hémipénis.

Espèces	N°	Taille (*) (en mm)	Provenance	
			Localité	Région
O. cyclurus	45	102	Tuléar	Sud-Ouest
O. c. cuvieri	—	126	Soalala	Ouest
O. quadrimaculatus	42	123	Ambalamanakana	Centre
O. fierinensis	44	98	Tuléar	Sud-Ouest
O. grandidieri	14	110	Ihosy	Centre-Sud
O. saxicola	19	109	Tsihombe	Sud
Chalarodon madagascariensis	—	75	Tuléar	Sud-Ouest

(*) Longueur du corps mesurée ventralement de l'extrémité du museau, tête en extension, au cloaque.

3. Biométrie. — Nous construirons, pour chaque espèce, un graphique en coordonnées orthogonales indiquant les longueurs, en millimètres, du corps (L) et de la queue (L') de ses divers représentants. La longueur du corps est mesurée, sur la face ventrale, de l'extrémité du museau en extension jusqu'au cloaque; la longueur de la queue, du cloaque à l'extrémité. Les individus à queue manifestement cassée ou régénérée ne sont pas pris en considération.

On calcule par la méthode des moindres carrés l'équation des deux droites de régression : $L = f(L')$ et $L' = f'(L)$, ainsi que le coefficient de corrélation, dans le système d'axes rectangulaires. On obtient ainsi une représentation du mode d'accrois-

Source : MNHN, Paris

sement morphologique de l'espèce, depuis les plus jeunes stades, proches de l'éclosion, jusqu'aux tailles maximales atteintes par les adultes. Nous indiquerons, en outre, la longueur totale (L + L') en millimètres, suivie, entre parenthèses, de la longueur de la queue (L') pour les tailles extrêmes.

Nous avons vérifié l'incidence du sexe sur la valeur moyenne et la distribution du rapport $R_1 = \frac{L'}{L}$ chez *Chalarodon madagascariensis* (tableau 2).

Le test réalisé sur *Chalarodon madagascariensis* montre qu'il n'existe pas, dans cette espèce, de différences sexuelles dans le rapport entre les longueurs du corps et de la queue, le sexe ayant été déterminé grâce aux plaques post-cloacales élargies.

Nous avons effectué un contrôle sur la valeur du rapport R_1 chez un Oplure : *O. quadrimaculatus* (tableau 3).

Les valeurs moyennes très proches, d'écart inférieur à 4 %, nous autorisent, ici encore, à traiter ensemble mâles et femelles.

4. **Répartition.** — Nous indiquons, pour chaque espèce, sa répartition chorologique et altitudinale. N'ayant pu bénéficier des mêmes efforts, compte tenu de nos possibilités limitées de recherche sur le terrain et des difficultés de prospection, les aires de distribution sont, pour les Oplures, moins bien connues que celle de *Chalarodon madagascariensis*. Nous avons utilisé les localisations anciennes dans les listes récapitulatives fournies par F. Angel (1942), et y avons ajouté les observations recueillies soit par des collaborateurs bénévoles, soit au cours de nos propres prospections. Nous nous sommes attachés à déterminer les limites d'extension, leurs points de chevauchement, et, dans ce cas, les variations des proportions relatives des espèces sympatriques. Nous en discuterons dans la seconde partie du travail.

Tous ceux qui ont effectué des études sur la faune malgache se sont heurtés au problème de la localisation des collectes surtout anciennes. Des difficultés de plusieurs ordres se présentent. Les collecteurs se sont, le plus souvent, limités à indiquer le nom de la ville ou du village les plus proches, sans indications écologiques. Les données anciennes ne peuvent donc pratiquement être utilisées que pour la répartition géographique. Les dégradations humaines, parfois considérables, rendent d'ailleurs nécessaire un essai de reconstitution du paysage à l'époque de la récolte, certaines datant de plus d'un siècle.

L'absence de carte définitive rend difficile le repérage de quelques localités. En effet :

— certaines dénominations s'appliquent à des localités différentes (villages ou lieux-dits) et, sauf cas particulier (itinéraire connu, etc.), il est impossible de trancher;

— des noms de village sont tombés en désuétude, soit que ces localités aient été abandonnées, soit que leur nom ait changé. Ils sont alors impossibles à localiser sur les cartes actuelles; les anciennes cartes, telles celle de G. Grandidier, 1934, permettent parfois de lever la difficulté;

— enfin, une orthographe défaillante (souvent phonétique), ou des erreurs de transcription ultérieures, contribuent encore à agraver les difficultés de localisation des collectes.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2 : Valeur et distribution du rapport $R_1 = \frac{L'}{L}$

chez *Chalarodon madagascariensis*, en fonction du sexe.

Sexe	Effectif	Rapport $R_1 = \frac{L'}{L}$					Equation de la droite de régression $L' = f(L)$	Coefficient de corrélation
		Moyenne	Maximum	Minimum	Ecart-type	Erreur-standard		
Femelle	86	1,7856	2,083	1,550	0,115	0,013	$L' = 1,313\ L + 23,29$	0,95
Mâle	80	1,7846	2,000	1,532	0,109	0,012	$L' = 1,519\ L + 14,94$	0,97
Total	166	$1,785_1$	2,083	1,532	0,112	0,009	$L' = 1,497\ L + 14,98$	0,97

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3 : Valeur et distribution du rapport $R_1 = \frac{L'}{L}$

chez *Oplurus quadrimaculatus*, en fonction du sexe.

Sexe	Effectif	Rapport $R_1 = \frac{L'}{L}$				
		Moyenne	Maximum	Minimum	Écart-type	Erreur-standard
Femelle	20	1,809	2,155	1,448	0,165	0,038
Mâle	17	1,866	2,230	1,567	0,194	0,050
Total (+ non sexés)	63	1,873	2,302	1,448	0,176	0,022

Pour la commodité du lecteur, nous noterons, pour chaque localité, les coordonnées du carroyage qui a servi de base au découpage cartographique de Madagascar au 1/100 000, ce qui permet un repérage rapide et fournit, de plus, le numéro de la feuille correspondante (voir carte hors-texte).

F. ANGEL (1942) a utilisé un découpage de Madagascar en dix régions : Nord, Nord-Ouest, Nord-Est, Ouest, Centre-Est, Sud-Ouest, Sud-Central, Sud-Est et Sud. Nous avons souligné (C.P. BLANC, 1972 : 584) que ce découpage ne doit être considéré que comme moyen commode de localiser approximativement les collectes, ainsi que l'attestent la carte n° 3 des types de végétation par J. BOSSER, *in* J. HERVIEU (1967) et la carte phytogéographique d'après H. HUMBERT et G. COURS DARNE (1965).

Nous porterons ces indications sur nos tableaux de localités. Les altitudes ne sont qu'exceptionnellement indiquées sur les anciens étiquetages. Compte tenu de l'incertitude du point de collecte, nous figurerons une altitude moyenne approximative de la région considérée. En pratique, ici, la limite supérieure de répartition altitudinale est d'importance au point de vue écologique. L'indication d'un massif n'implique pas que l'extension de l'espèce considérée atteigne le point culminant (bien que l'on puisse être tenté de transcrire l'altitude maximale : cas de l'Ivohibe pour *Oplurus saxicola*).

Nos cartes de répartition montrent des extensions souvent importantes par rapport aux aires antérieurement connues. Notons que leur précision est directement liée à la disposition — et à l'état — des axes routiers. En ce qui concerne nos observations personnelles, nous nous sommes limités pour ne pas surcharger les cartes et les tableaux à ne figurer que les localités les plus périphériques.

5. Ecologie. — Nous indiquerons brièvement, pour chaque espèce d'après son aire de distribution, les caractéristiques essentielles du milieu : climat, végétation et la nature des abris. Comme nous l'avons montré chez *Ch. madagascariensis*

Source : MNHN, Paris

(C.P. Blanc 1969 *a*) les conditions climatiques, traduites par les données des stations météorologiques et les types de végétation, sont responsables de la répartition chorologique et altitudinale à l'échelle régionale, tandis que la nature des abris y est responsable de la distribution dans le détail.

Nous préciserons les conditions optimales d'environnement pour l'espèce et nous discuterons les facteurs susceptibles d'être limitants sur les confins de l'aire de répartition, en recherchant, notamment, l'existence de mésoclimats que révèle la nature de la végétation.

A - Genre **Oplurus** G. Cuvier

Oplurus Cuvier : Règne Animal, 2e édit., 1829, *2* : 47.
Duméril : Erpét. générale, 1837, *4* : 359.
Duméril : Cat. méth. coll. Rept., Paris, 1851 : 83
Savage : *Copeia*, 1952 (3) : 182.

Hoplurus Fitzinger : Syst. Rept., Wien, 1843, *1* : 76.
Peters : Reise nach Mossamb., 1882, *3* : 31.
Boulenger : Cat. Liz. Brit. Mus., 1885, *2* : 129.
Angel : *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 82.

I - **Oplurus cyclurus** (Merrem), 1820

Merrem : Tent. Syst. Amph., Marburg, 1820 : 56 = *Uromastyx cyclurus*. Localité type : Brésil. Type : inconnu.

Duméril et Bibron : Erpét. générale, 1837, *4* : 365 : *Oplurus maximiliani* (Syn. *fide* Boulenger, 1885). Localité type : Brésil. Type : Muséum nat. Hist. nat., Paris, nº 1431 (Ig 441).

Gray : Cat. Liz. Brit. Mus., 1845 : 225 = *Tropidurus cyclurus*.

Peters : *Mber. dt. Akad. Wiss. Berlin*, 1854 : 616 = *Hoplurus barnardi* (*partim*; syn. *fide* Boulenger, 1885). Localité type : non précisée. Syntypes : Zool. Mus. Humboldt-Univ., Berlin nº 674 (2), 3951, 5393. — Reise nach Mossamb, 1882, *3* : 32-33, fig. 2, pl. 6.

Boulenger : Cat. Liz. Brit. Mus., 1885, *2* : 130 = *Hoplurus cyclurus*.

Mocquard : *Bull. Soc. philom. Paris*, 8e série, 1894-1895, *7* (3) : 96; *ibid.*, 9e série, 1899-1900, *2* (4) : 105; *ibid.*, 1901-1902, *4* (1) : 12. — *Ntes Arch. Mus.*, Paris, 5e série, 1909, *1* : 23.

Boettger : *Abhandl. Senck. nat. Gesell.*, 1877, 11 : 41. — *In*, Voeltzkow, Reise in Ostafrika, Syst. Arb., 1913, *3* (4) : 296, 370.

Methuen et Hewitt : *Ann./Meded. Transvaal Mus.*, 1913, *3* (4) : 188.

Barbour : *Bull. Mus. comp. Zoöl.*, 1918, *61* (11) : 483.

Angel : *Bull. Acad. malgache*, 1930, *13* : 112. — Faune Colon. franç., 1931, *4* (5; 3; 21) : 452.

Mertens : *Senckenbergiana*, 1933, *15* (3-4) : 266 = *Oplurus cyclurus*. — *Zool. Gart.*, Leipzig, 1955, *22* : 60, fig. 4, pl. 60.

Angel : Faune Colon. franç., 1934, *5* (6) : 313 = *Hoplurus cyclurus*. — *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 84, pl. 3, fig. 30 et pl. 11, fig. 4.

Savage : *Copeia*, 1952 (3) : 182 = *Oplurus cyclurus*.

Arnouit et Bauchot : *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, (2), 1963, *35* (3) : 219.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION.

B. MERREM (1820 : 56) a, dans le genre *Uromastyx*, décrit l'espèce *cyclurus* :

« C.V. (= cauda verticillata). cauda tereti superne et inferne spinosa, dorso laeui (t) Habitat in Brasilia, Cauda corpore duplo. »
« t (Note infrapaginale) :
Seba Thes, I t. 97 fig. 4.
Cordylus brasiliensis Laur. rept. p. 52.
Le lézard Quetz-paleo Lacep. Quad. ov. II. p. 497.
Lacerta azurea β, γ Gmel. SN. L I p. 1061.
Lacerta Quetz-paleo Bonnat. Erp. p. 58.
Stellio Quetz paleo Daud. Mept. IV p. 26.
Le Fouette-Queue à collier Cuvier r. a. II p. 33. »

Outre l'erreur relative à sa provenance et son attribution aux Agamidés, une confusion avec *O. cuvieri* est manifeste (voir ci-après, page 28).

Type : inconnu.
Terra typica : Brésil (localité non précisée).

ILLUSTRATIONS.

1882, W. PETERS : fig. 2, pl. 6.
1942, F. ANGEL : fig. 30, pl. 3 et fig. 4, pl. 11.
1955, R. MERTENS : fig. 4 : 60.
1972, C.P. BLANC : pl. h.-t. : 612.

ÉTUDE ULTÉRIEURE.

Nous n'indiquerons pas, sous cette mention, les nombreuxes références des travaux biogéographiques qui se limitent le plus souvent à une simple citation des noms d'espèces (voir C.P. BLANC, 1971 : 101). Les références des principaux travaux concernant leur parasitologie sont rapportées p. 75.

J. NGUYEN H. ANH (1970) étudie l'ultrastructure du cône papillaire.

COLORATION (pl. I, en bas).

1 — *Adulte.*

a) Coloration fondamentale.

Sur un fond gris, assez sombre et terne, apparaissent des bandes noires et des taches blanches.

Il existe toujours, en avant des épaules, une bande scapulaire noire bien marquée, soulignée d'une strie blanche vers l'arrière. De part et d'autre de cette bande, on distingue, plus ou moins facilement selon les individus, six bandes dorsales régulièrement réparties, une septième, qualifiée de lombaire, entre les membres postérieurs, et deux bandes nuchales. Il existe souvent deux taches noires sur la base de la queue, postérieures à l'aplomb du cloaque. Toutes ces bandes sont bordées vers l'arrière de taches claires, blanches ou bleutées, pouvant parfois fusionner en une strie continue. Cependant, il est le plus souvent possible de reconnaître, tant par leur taille que par l'intensité de leur teinte, deux rangées de taches paravertébrales et deux rangées plus nettes, latérodorsales. Les bandes noires présentent en général un

Source : MNHN, Paris

Pl. I : Coloration dorsale d'*Oplurus c. cuvieri* (haut) et d'*O. cyclurus* (bas). L'exemplaire médian est un juvénile.

Source : MNHN, Paris

étranglement dans le plan sagittal qui peut aboutir à une séparation complète. On assiste parfois à un « dédoublement » de ces bandes qui sont alors séparées par une fine strie noire, bordée vers l'arrière d'une série de très petites taches blanches n'occupant que 1-2 écailles, sans alignement longitudinal évident.

Latéralement, un réseau de stries brunes entoure de façon irrégulière des ocelles clairs. La tête présente souvent une coloration bleutée. La face supérieure des membres est marquée de taches claires. Sur la face ventrale, on note une teinte rose au niveau des aisselles, des épaules et du pli gulaire.

La gorge est parcourue de stries grises ou gris-bleu, fines, et les côtés du cou, par trois stries brunes longitudinales, parallèles.

La face ventrale est claire, grisâtre sur le sternum; la face inférieure de la queue est légèrement rougeâtre.

b) Variations individuelles.

Les variations concernent notamment le nombre de bandes dorsales qui varie de 0 à 7. Chez les sujets les plus sombres, leur présence peut être masquée par la teinte générale. Dans tous les cas, comme F. Angel (1942) l'avait remarqué, les taches claires indiquent leur emplacement. Ces taches blanches prennent parfois, en fusionnant, l'aspect de chevrons à pointe dirigée vers l'avant.

c) Différences sexuelles.

Chez les mâles, la teinte rose, au niveau des épaules, est souvent plus accusée. La face ventrale est plus sombre, avec un piquetis de points noirs ou gris, plus dense sur le ventre et les cuisses. Il ne subsiste parfois que quelques écailles blanches isolées. Des taches jaunes, peu étendues, colorent la région pubienne et la partie médio-postérieure de l'abdomen. On distingue, chez certains individus, une très petite tache sur la base de la queue (écailles bordées de jaune). Les cuisses ne sont pas colorées en jaune.

2 — *Juvénile.*

La coloration juvénile met particulièrement bien en évidence la striation transversale noire : deux bandes nuchales, une scapulaire, passant juste en avant des épaules, six dorsales, une lombaire et deux taches symétriques à la base de la queue. Les gros ocelles blancs ont une disposition plus régulière que chez l'adulte; ils sont séparés par de fines stries longitudinales bistres. On distingue nettement les très petites taches blanches en avant des bandes noires. Les membres sont parsemés de taches claires. On remarque trois bandes sombres obliques sur la face dorsale des jambes. Les flancs sont tachetés d'ocelles blancs, alignés en correspondance avec les ocelles latérodorsaux et paravertébraux.

Hémipénis (pl. II, en bas).

a) Forme générale :

L'hémipénis est simple, bulbeux, bilobé. Il mesure 15 mm de longueur. Le sillon est rectiligne, profond, de direction axiale.

b) pédoncule : long de 6 mm, sans ornementation et nettement rétréci.

Source : MNHN, Paris

Pl. II : Hémipénis d'*Opluru s c. cuvieri* (haut) et d'*O. cyclurus* (bas) : faces antérieure, latérale et postérieure.

Préparations et photographies de Ch. A. Domergue.

Source : MNHN, Paris

c) Corps : quadrangulaire, presque aussi large que haut.

— Face antérieure : Le sillon est bordé d'une plage nue, lisse; son extrémité distale est cachée par deux lèvres bien individualisées. Les petites cellules ne se rencontrent que dans une zone restreinte, près des auricules. Une petite crête est visible au-dessous des deux auricules, longues, recourbées vers l'arrière.

— Face postérieure : La zone celluleuse occupe les 4 mm distaux; on note son passage insensible aux grandes cellules qui donnent neuf à dix replis transversaux, et un fort renflement médian.

— Face latérale : Treize collerettes très saillantes.

d) Apex :

Nettement bilobé, de forme semi-circulaire : diamètre transversal : 7 mm; diamètre antéro-postérieur : 3 mm.

La face antérieure est plane, avec deux lèvres bien développées, en arrière desquelles débouche le sillon spermatique, selon une petite fente, dans la commissure apicale. Celle-ci a la forme d'un Y étroit, à cause de la présence d'un éperon postérieur médian, bien marqué. Les deux dômes sont nettement saillants, sensiblement égaux, et à axes parallèles. Le bourrelet périphérique est très peu accusé.

Biométrie (fig. 1).

Équations des droites de régression :

$L' = 1{,}045\ L + 17{,}97.$

$L = 0{,}824\ L' - 4{,}01.$

Coefficient de corrélation : 0,93.

Mensurations extrêmes (mm) : 86 (46); 252 (141).

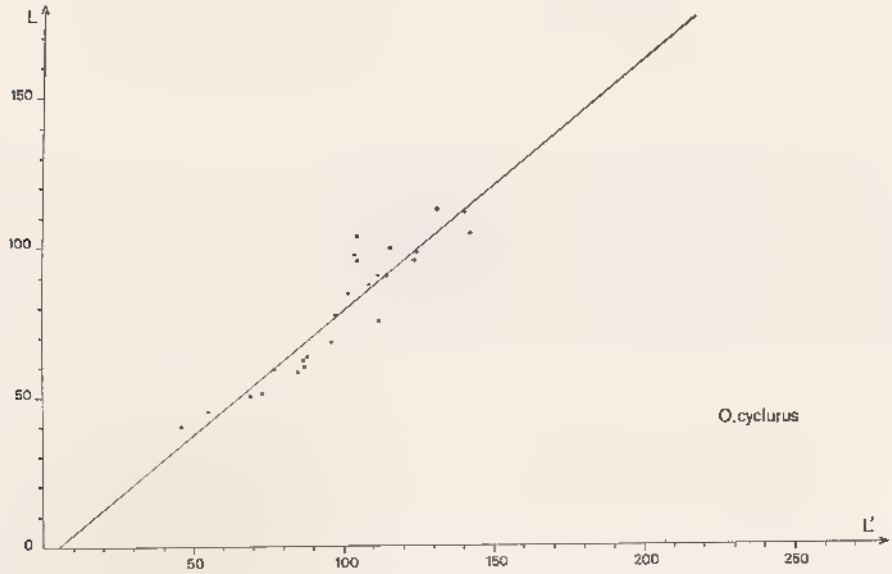


Fig. 1 : Relation entre la longueur du corps (L) et de la queue (L') chez *Oplurus cyclurus*. La droite de régression représentée est : L = 0,824 L' — 4,01.

Source : MNHN, Paris

Répartition (fig. 2)

Origine	N°	Localité	Altitude (m)	Région	Domaine phyto-géographique	Carroyage	Observations
F. Angel, 1942	1	Tuléar	côte	S-O	Sud	C-58	
	2	Tongobory	100	—	Sud	E-58	
	3	Anakao	côte	—	Sud	C-59	
	4	Beheloka	côte	—	Sud	C-59	
	5	Ampalaza	côte	Sud	Sud	F-63	
	6	Fort-Dauphin	côte	S-E	Est	N-62	
	7	Andrahomana	côte	—	Est	M-62	
	8	Amboasary	côte	—	Sud	L-62	
	9	Angavo (massif)	650	Sud	Sud	J-61	
	10	Behara	50	Sud	Sud	L-62	
	11	Imanombo	400	Sud	Sud	J-60	
	12	Onilahy (vallée)	—	S-O	Sud		
	13	Belo	côte	Ouest	Ouest	F-49?	(= Belo-sur-Tsiribihina)
			—	—	—	E-51?	(= Belo-sur-Mer)
	14	Tsimanampetsa	50	S-O	Sud	C-60	(= Tsimanampetsotsa)
	15	Andranohinaly	200	S-O	Sud	D-58	(= Andranohinalahy)
	16	Amparihy	230	Sud	Sud	G-61	
	17	Ambovombe	140	Sud	Sud	K-62	
	18	Nosy-Andramona	île (15)	Ouest	Ouest	B-53	
	19	Nosy-Nasatra	île	?	?	C-59?	(=Nosy-Satrana?)
	20	Nosy-Lava	île (16)	Ouest	Ouest	B-54	
Observations ultérieures							
1961	21	Bejangoa	200	Ouest	Ouest	E-55	O. Appert réc
11-XI-1961	22	Ankoba	côte	Ouest	Ouest	D-52	— —
30-XI-1961	23	Basibasy	100	Ouest	Ouest	C-55	— —
VII-1962	24	Mandronarivo	500	Ouest	Ouest	I-52	— —
	25	Marerano	40	Ouest	Ouest	G-53	— —
4-VIII-1964	26	(?) Bekopaka	50	Ouest	Ouest	G-47	Antsingy
10-VIII-1964	27	Ambararata	côte	Ouest	Ouest	E-51	Sud de Morondava
28-VIII-1964	28	Itampolo	côte	Sud	Sud	D-61	1 jeune
29-VIII-1964	29	Beloha	100	Sud	Sud	H-62	
15-II-1965	30	col des Tapia (Sud)	100	S-O	Centre (pentes occ.les)	G-56	
18-II-1965	31	St-Augustin	côte	Sud	Sud	C-58	
23-II-1965	32	Lavanono	côte	Ouest	Sud	G-63	

Source : MNHN, Paris

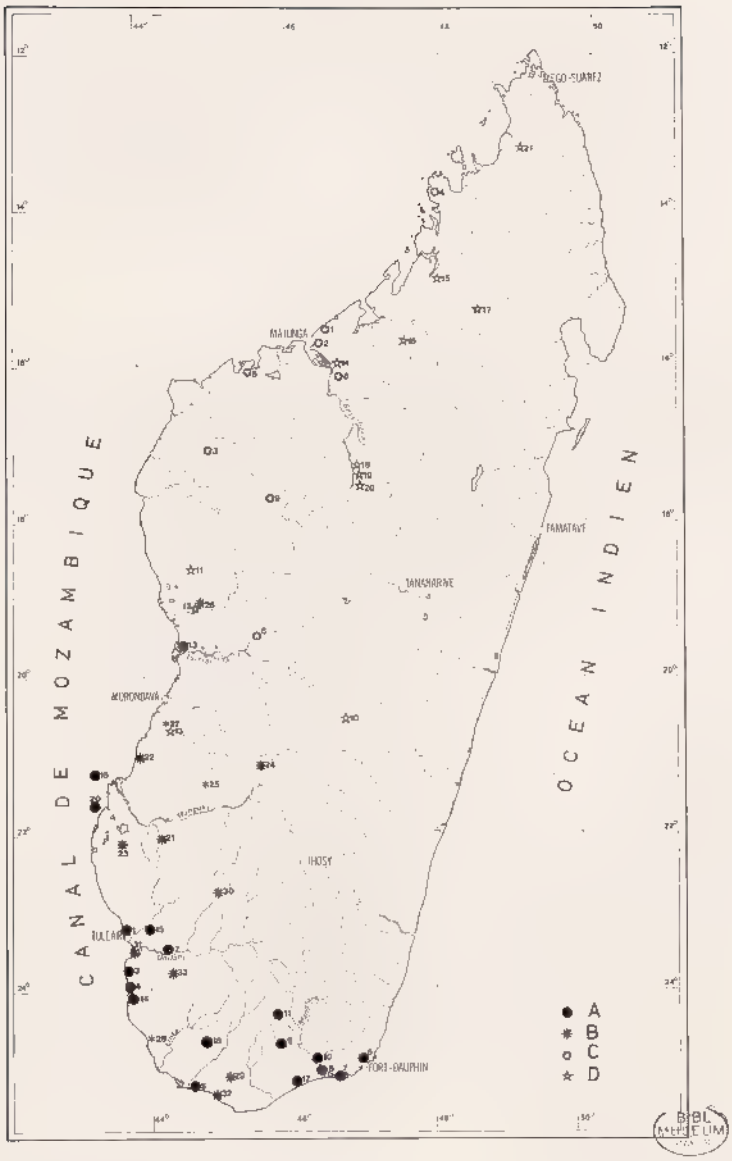


Fig. 2 : Carte de répartition d'*Oplurus cyclurus* et *O. c. cuvieri*.
A : *O. cyclurus* d'après F. Angel (1942) ; B : *O. cyclurus*, observations ultérieures ; C : *O. c. cuvieri* d'après F. Angel (1942) ; D : *O. c. cuvieri*, observations ultérieures.

Source : MNHN, Paris

ÉCOLOGIE.

Son aire de distribution se superpose remarquablement à celle de *Chalarodon madagascariensis*. Ceci confirme les déductions que nous avions faites (C.P. BLANC, 1969 - *a*) sur la nature des facteurs bioclimatiques limitants, à grande échelle (voir p. 20).

Comme *O. c. cuvieri*, *O. cyclurus* est principalement arboricole, et occupe les cavités des arbres. Selon les stations, on le rencontre aussi sur des rochers, le plus souvent calcaires ou gréseux : sur les affleurements calcaires, notamment, les rochers superficiels présentent des perforations tubulaires où nous avons vu à plusieurs reprises des *Oplurus cyclurus* se retirer.

II - Oplurus cuvieri (Gray), 1831

CUVIER : Règne Animal 2e édit., 1829, *2* : 48 = *Oplurus torquatus* (homonyme secondaire pour *Tropidurus torquatus* Wied, 1821). Localité type : ?. Holotype : Muséum nat. Hist. nat., Paris, nº 1433.

GRAY *in* GRIFFITH : Cuvier's Anim. Kingd. Synop., 1831 : 41 = *Trop.* (*idurus*) *cuvieri* (nomen substitutum pro *Oplurus torquatus* Cuvier, 1829).

DUMÉRIL et BIBRON : Erpét. générale, 1837, *4* : 361 = *Oplurus sebae*. Localité type : Brésil. Holotype : Muséum nat. Hist. nat., Paris, nº 1433.

FITZINGER : Syst. Rept., Wien, 1843, *1* : 76.

PETERS : *Mber. dt. Akad. Wiss. Berlin*, 1854 : 616 (*partim*; syn. *fide* BOULENGER, 1885) = *Hoplurus barnardi*. Localité type : ?. Syntypes : Zool. Mus. Humboldt-Univ., Berlin nº 674 (2), 3951, 5393. — *Monats. Akad. Berlin*, 1873 : 793 = *Hoplurus torquatus* (Nord de Madagascar). — Reise nach Mossamb., 1882, *3* : 31-32.

BOULENGER : Cat. Liz. Brit. Mus., 1885, *2* : 129 = *Hoplurus sebae*.

MOCQUARD : *Nles Arch. Mus.*, Paris, 5e série, 1909, 1 : 23.

BOETTGER : *Abhandl. Senck. nat. Gesell.* 1877, *11* : 40. — *In* VOELTZKOW, Reise in Ostafrika, Syst. Arb. 1913, *3* (4) : 296, 370.

KAUDERN : *Zool. Jahrb.*, 1922, *45* : 423.

BARBOUR : *Bull. Mus. comp. Zoöl.*, 1918, *61* (14) : 483.

ANGEL : Faune Colon. franç., 1931, *4* (5, 3, 21) : 517. — *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 83; pl. 3, fig. 4 et pl.12, fig. 1. — *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 1950, (2), *22* (5) : 553.

SAVAGE : *Copeia*, 1952 (3) : 183 = *Oplurus cuvieri*.

Oplurus cuvieri cuvieri

ANGEL : *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 83; pl. 3, fig. 4 et pl. 12, fig. 1 = *Hoplurus sebae* (*sebae*). — *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 1950 (2), *22* (5) : 553.

SAVAGE : *Copeia*, 1952 (3) : 183 = *Oplurus cuvieri cuvieri*.

DESCRIPTION.

Les diagnoses suivantes nous montrent les critères retenus par les anciens auteurs :

— A. SEBA (1734 : 152) a donné ainsi la première description d'un Iguanidé malgache :

« Squamae aequales, dilute griseae, supernum corpus, crura, & pedes vestiunt; frontem vero majores, atque albicantes; & capitis verticum abmodum minutae, circum majores diperfal. Auriculae limbus fimbriat obscure spadiceus. Notatu dignum est collare nigrum, cervici applicatum, in medio separatum, Cauda tota, in apicem defines tenuissimum, squamis latis spinosis, dorso quasi ex cornu conflatis munitur. »

Source : MNHN, Paris

G. Cuvier (1829 : 47) note les caractères suivants :

• génériques : les Quetzpaleo (Oplurus) (g. monotypique) : « Ont aussi les dents des marbrés, les formes des agames, mais ils manquent de pores aux cuisses et les écailles de leur queue pointues et carénées lui donnent du rapport avec celle des stellions; les écailles du dos sont aussi pointues et carénées, mais très petites. »

• spécifiques : « Quetzpaleo gris à collier noir : *O. Torquatus* avec un demi-collier noir de chaque côté du cou. »

J.E. Gray, *in* E. Griffith (1831 : 136-137) traduit le texte ci-dessus, en anglais, et (p. 41, 2e partie) ajoute quelques caractères morphologiques :

« Tail round tapering, with spinose, whorled scales, ears spinose in front, back and belly scaly. »

« Palate toothed. »

« Dorsal scales minute, keeled; caudal scale large, keeled; with a black half collar on each side of the neck. »

Cet animal est encore attribué au Brésil. Ce n'est que C. et A. Duméril (1851) qui mettront en doute cette origine et le rapporteront à la faune malgache.

Holotype (de Cuvier) : 1 exemplaire n° 1433 au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Terra typica : Brésil (localité non précisée).

Illustrations.

1734, A. Seba : fig. 4, pl. 97.
1882, W. Peters : fig. 1, pl. 6.
1942, F. Angel : fig. 4, pl. 3 et fig. 1, pl. 12.
1963, H.G. Dowling : p. 21 (photo).
1963, N. Kondo : (photo : Ankarafantsika).

Études particulières.

W.J. Schmidt (1909 : 381-384, fig. E) décrit l'organe pariétal.

R. Paulian et H. Raharijaona (1950) signalent deux cas de régénération tératologique de la queue.

G.C. Gorman et coll. (1967 : 292) décrivent le caryotype de la femelle (fig. 10-a).

G.C. Gorman et coll. (1971 : 185; note additive) ont mis en évidence l'originalité biochimique de cette espèce par rapport aux Iguanidés américains et fidjiens, sur un exemplaire (T. Pappenfuss leg.).

Coloration (pl. I, en haut).

1 — *Adulte.*

a) Coloration fondamentale.

Sur une teinte de fond allant du gris au brun, on distingue une série de bandes noires transversales. La première nettement délimitée, située juste en avant des épaules, est toujours présente. Cette bande scapulaire est bordée, vers l'arrière, par une strie blanche bien marquée. La face supérieure des membres est tachetée de blanc. La partie antérieure du corps est marquée par un réseau de stries marron formant un treillage fin, assez régulier, particulièrement net sur le cou et les flancs. Des taches bleutées s'étendent sur les faces latérales de la tête, la gorge, les côtés

Source : MNHN, Paris

du corps et de la queue. Dorsalement, la teinte bleue est moins visible; elle n'est alors nette que dans la région antérieure, en particulier au niveau des écailles nuchales saillantes.

La face inférieure est grisâtre avec quelques stries latérales sombres sur la gorge.

b) Variations individuelles.

Elles portent sur la teinte générale : certains individus sont d'un gris pâle, d'autres entièrement brunâtres. Dans le premier cas, toute la région dorsale est parsemée de petites taches claires bleutées (une écaille bleue pour deux à quatre écailles grises). Les stries brunes ont une large extension, les taches bleutées sont bien marquées. Chez les individus sombres, les taches claires peuvent faire presque complètement défaut. Leur face ventrale, aussi, est beaucoup plus pigmentée, tachetée de points foncés épars.

Le nombre de stries dorsales varie de zéro à quatre (cinq); la dernière, lombaire, située entre les deux membres postérieurs. Elles sont plus visibles chez les individus clairs, mais ceux-ci peuvent n'avoir que la bande scapulaire. Les stries postérieures sont les moins bien délimitées : elles s'estompent graduellement vers l'arrière. Il existe souvent une fine strie noire nuchale, en arc-de-cercle à concavité antérieure, et, plus rarement, deux petites taches sombres symétriques en avant de celle-ci.

Une coloration jaune à orangé teinte parfois les aisselles ainsi que la région médio-ventrale au niveau du repli gulaire.

c) Différences sexuelles.

Chez le mâle, la teinte générale est souvent plus sombre. Sur la face ventrale, des taches jaune orangé s'étendent sur le ventre, la face inférieure des cuisses et les talons; sur la base de la queue quelques écailles sont bordées de jaune. Cette teinte est particulièrement vive sur la région pubienne. Elle est toujours moins marquée, parfois inexistante, chez la femelle.

2 — *Juvénile.*

La teinte générale varie du gris au brun. Par rapport aux adultes, les bandes dorsales sont beaucoup mieux marquées. La bande scapulaire est toujours très nette : noire, avec des contours bien tranchés et généralement soulignée vers l'arrière d'une fine strie blanche postérieure; les cinq bandes suivantes sont faibles (quatre dorsales et une lombaire), souvent de teinte et de largeur régulièrement décroissantes, bordées en arrière par une rangée de taches blanches ou bleutées de trois à cinq écailles. Les plus constantes et les plus marquées forment deux rangées para-vertébrales et deux rangées latérodorsales. Il existe quelquefois des taches médio-dorsales. Ces taches blanches, séparées par des stries longitudinales marron très fines, sont particulièrement nombreuses sur les flancs. Les intervalles entre deux bandes dorsales peuvent être divisés par une fine strie transversale, soulignée vers l'arrière par une rangée de très petites taches blanches de une à deux écailles. Sur la nuque on note : une strie transversale fine, bordée parfois de deux petites taches claires en avant de celle-ci.

Les bandes sombres dorsales présentent souvent un étranglement médian, la lombaire est parfois scindée en deux taches symétriques. Les taches claires latérodorsales sont en général les plus nettes.

Source : MNHN, Paris

La face ventrale est jaune pâle; la gorge gris-bleu, recouverte de vermiculations grises. La partie postérieure de la queue est rougeâtre, ainsi que les côtés du cou, les bords du tympan et l'arcade supraciliaire.

Le passage entre la coloration juvénile et le pattern adulte est marqué par une altération de la disposition des ocelles clairs et des stries brunes qui les séparent, due à leur multiplication considérable.

Hémipénis (pl. II, en haut).

a) Forme générale :

L'hémipénis est un organe simple, claviforme, de 20 mm de longueur, à apex caliciforme. Le sillon est oblique et rectiligne. A sa partie distale, deux lèvres bien développées le transforment en un véritable canal.

b) Pédoncule : très long (10 mm), sans ornementation.

c) Corps : en forme de tronc de cône renversé, court, s'élargissant vers le haut.

— Face antérieure : Le sillon est étroit, bordé d'une zone lisse, étendue, en forme de triangle. Seule la région des lèvres antérieures est recouverte de petites alvéoles avec une légère crête plus médiane que les auricules qui sont longues, ornementées de très petites cellules, recourbées vers la base et en arrière.

— Face postérieure : La limite entre grandes et petites cellules est transversale; il n'y a pas d'incision médio-postérieure mais, au contraire, un éperon et quatre renflements : deux médians, deux latéraux.

— Face latérale : Neuf replis transversaux forment des collerettes.

d) Apex :

Le complexe apical est en forme de calice peu déprimé limité par un rebord bien marqué, ovale (11 mm × 7 mm), et deux dômes peu saillants à axes divergents, reportés latéralement. Le bourrelet latéral est réduit, à peine indiqué sur la face postérieure de chaque côté d'un fort éperon médian. Le sillon spermatique débouche par un orifice circulaire en arrière des lèvres antérieures; la commissure apicale est large et bifide (divisée par l'éperon postérieur).

Biométrie (fig. 3).

Équation des droites de régression :

$L' = 1{,}240\ L + 20{,}32.$

$L = 0{,}757\ L' - 9{,}53.$

Coefficient de corrélation : 0,97.

Mensurations extrêmes (mm) : 119 (71); 373 (223).

Source : MNHN, Paris

Répartition (fig. 2)

Origine	N°	Localité	Altitude approximative (m)	Région (d'après F. Angel 1942)	Domaine phyto-géographique	Carroyage	Observations
F. Angel, 1942	1	Ampasimarina	côte	N-O	Ouest	L-39	
	2	Majunga	côte	N-O	Ouest	L-39	
	3	Bekodoka	250	Ouest	Ouest	G-42	
	4	Anorontsangana	côte	N-O	Sambirano	Q-34	
	5	Soalala	côte	Ouest	Ouest	I-40	
	6	Miandrivazo	70	Ouest	Ouest	I-48	
	7	Mahakamby	?	?	?	?	
	8	Ste Marie de Marovoay	20	N-O	Ouest	M-40	
	9	Ambatomainty	400	Ouest	Ouest	J-44	Bongolava (Nord)
Observations ultérieures IV-1964	10	Ifasina	1 100	Centre	Centre (pentes occ.les)	M-51	Route Ambatofinandrahana-Itremo (n° 15-64)
3-VIII-1964	11	Antsingy	300	Ouest	Ouest	F-46	Antsalova
5-VIII-1964	12	Bekopaka	50	Ouest	Ouest	F-47	
10-VIII-1964	13	Ambararata	côte	Ouest	Ouest	E-51	Morondava
20-XI-1964	14	Miadana	30	N-O	Ouest	M-39	G. Uilenberg réc.
3-IX-1966	15	Antsohihy	20	Ouest	Ouest	Q-37	Blanc-Pasteur réc.
14-III-1967	16	Bongolava-Nord	150	N-O	Ouest	P-39	Sur tronc d'arbre, D. Wintrebert réc.
	17	Befandriana-Nord	315	N-O	Centre (pentes occ.les)	S-38	P. Daynes réc.
2-XII-1969	18	Marokolohy	560	Centre	Ouest	N-43	nombreux
2-XII-1969	19	Tsinjorano	700	Centre	Ouest	N-43	peu abondants
8-XII-1969	20	Andriba (?)	900	Centre	Centre (pentes occ.les)	N-43	signalés (non observés)
	2	Ambilobe (?)	30	Nord	Ouest	U-32	? localisation non vérifiée

Source : MNHN, Paris

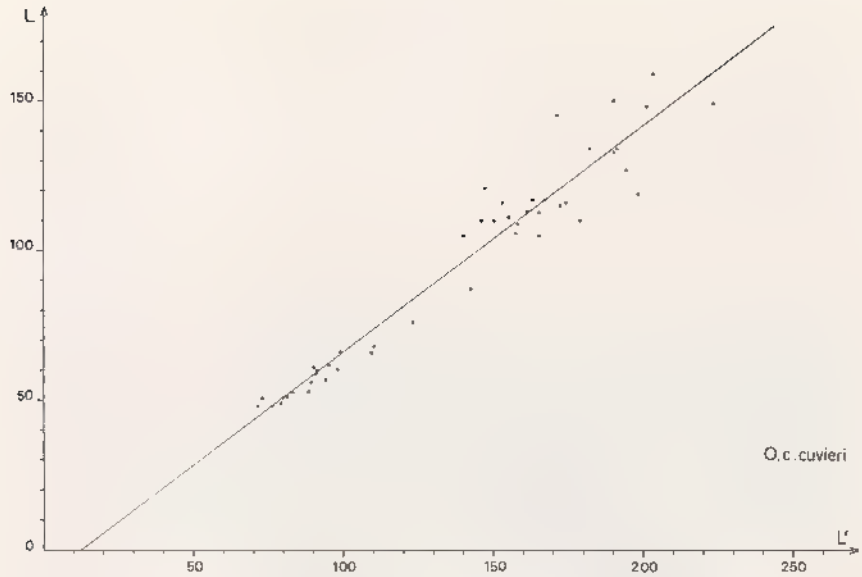


Fig. 3 : Relation entre la longueur du corps (L) et de la queue (L') chez *Oplurus c. cuvieri*. Droite de régression : L = 0,757 L' — 9,53.

Écologie.

L'aire de distribution d'*Oplurus c. cuvieri* est remarquablement limitée à la partie septentrionale du domaine phytogéographique de l'Ouest, correspondant, selon P. Legris et F. Blasco *in* H. Humbert et G. Cours Darne (1965) à sa variante humide : moins de sept mois de sécheresse, indice xérothermique inférieur à 160.

a) Le climat est caractérisé par : une alternance saison sèche-saison humide très marquée (95 % des pluies annuelles tombent en saison humide), des températures maximales élevées et une insolation importante.

b) La végétation est du type forêt tropophile décidufoliée. Les Oplures semblent plus nombreux dans les parties les plus clairsemées de cette forêt, sur les lisières, en bordure des côtes, et des rivières.

Actuellement, la végétation a été très dégradée par les feux sauvages. Des peuplements lâches de Sakoas (*Poupartia* (= *Sclerocarya*) *caffra*), et de Palmiers (*Hyphaene shatan*) parsèment de vastes savanes. Le long des rivières subsistent parfois des forêts galeries avec, notamment, des Tamariniers ou « Kily » (*Tamarindus indica*).

c) Les supports et les abris étant constitués surtout par des arbres, la nature très variée des terrains, est d'importance mineure pour cette espèce. En effet, *O. c. cuvieri* se rencontre le plus souvent sur les arbres (agrippé à l'écorce, la tête en bas) et se réfugie dans les fissures et cavités des branches et des troncs dont il bouche l'orifice avec sa queue fortement épineuse. Les Tamariniers et les Sakoas offrent des abris aux Oplures par la facilité que les branches mortes ont de pourrir en formant

Source : MNHN, Paris

une excavation profonde. Chaque Lézard occupe en général toujours le même abri, où il se retire seul. Il n'est pas rare, dans la région de Majunga, de trouver un ou parfois deux Oplures sur chaque Sakoa. Notons que ces Lézards s'abritent parfois dans les cavités des rochers calcaires (Soalala, Itremo). Une seule localité (4) est située dans le domaine du Sambirano à affinités orientales. Il s'agit d'un village côtier et, localement, les conditions peuvent être très voisines de celles régnant dans l'Ouest.

Nous avons déterminé sur l'axe Tananarive-Majunga la limite de distribution d'*Oplurus c. cuvieri*. Elle se situe entre 700 et 900 m, à la limite entre les domaines de l'Ouest et du Centre, variante pentes occidentales, compte tenu des rentrants occidentaux le long des vallées.

La station d'Ifasina, sur la piste Ambatofinandrahana-col de l'Itremo, est intéressante : P. Morat (1969) signale précisément des anomalies phytogéographiques dans cette région : groupements à *Euphorbia leucodendron* dont le climat est l'étage semi-aride. Nous sommes, ici, en présence d'un mésoclimat que les relevés de la station d'Ambatofinandrahana ne traduisent pas.

Ceci montre l'importance des facteurs climatiques dans la répartition de cet Iguanidé.

III - Oplurus quadrimaculatus Duméril, 1851

Duméril : Cat. méth. Rept., Paris, 1851 : 83 = *Oplurus quadrimaculatus*. — *Arch. Mus.*, 1856, *8* : 558, pl. 22, fig. 4 = *Centrura quadrimaculatus*.

A. Grandidier : *Rev. Mag. Zool.* (II), 1869, *21* : 340 = *Oplurus montanus*.

Peters : Reise nach Mossamb., 1882, *3* : 31 = *Hoplurus quadrimaculatus*.

Boulenger : Cat. Liz. Brit. Mus., 1885, *2* : 131.

Mocquard : *Bull. Soc. philom.*, 8e série, 1894-1895, *7* (3) : 96; *ibid.*, 9e série, 1899-1900, *2* (4) : 105; *ibid.*, 1901-1902, *4* (1) : 12. — *Nles Arch. Mus.*, Paris, 5e série, 1909, *1* : 23.

Boettger : *Abhandl. Senck. nat. Gesell.*, 1877, *11* : 41 (= *Hoplurus quadrimaculatus*); 43 (= *Hoplurus montanus*). — *In* Voeltzkow, Reise in Ostafrika, Syst. Arb., 1913, *3* (4) : 297, 370.

Methuen et Hewitt : *Ann./Meded. Transvaal Mus.*, 1913, *3* (4) : 188.

Angel : *Bull. Acad. malgache*, 1930, *13* : 112. — Faune Colon. franç., 1931, *4* (5, 3, 24) : 453. — *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 1950 (2), *22* (5) : 553.

Mertens : *Senckenbergiana*, 1933, *15* (3-4) : 266 = *Oplurus quadrimaculatus*. — *Zool. Gart.*, Leipzig, 1955, *22* : 59, fig. 2.

Angel : *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 88, pl. 13, fig. 2. — *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 1950, *22* (5) : 553 = *Hoplurus quadrimaculatus*.

Savage : *Copeia*, 1952 (3) : 183 = *Oplurus quadrimaculatus*.

Description.

C. et A. Duméril (1851 : 83) donnent d'*O. quadrimaculatus* la description suivante :

« Écailles dorsales petites, lisses, convexes, non imbriquées; pas de crête sur le cou, ni sur le dos, ni sur la queue; écailles des tempes plates; au bord antérieur de l'oreille cinq ou six dentelures, deux taches rondes d'un noir profond derrière chaque épaule. »

« Holotype : un exemplaire n° 1404 rapporté par le colonel Lyall et donné par la Société Zool. de Londres. »

Terra typica : Madagascar.

Source : MNHN, Paris

ILLUSTRATIONS.

1856, A.H.A. DUMÉRIL : fig. 4, pl. 2 (« Centrure quatre-taches »).
1942, F. ANGEL : fig. 2, pl. 13.
1955, R. MERTENS : fig. 2 : 59.

ÉTUDES ULTÉRIEURES.

W.I. NEILL (1958) lui attribue un habitat saumâtre.

A.G. EDMUND (1969 : 156) donne la formule dentaire d'*Oplurus quadrimaculatus* (spécimen A.M.N.H. : 71 452).

Pl. III : Coloration dorsale d'*Oplurus quadrimaculatus*.

Source : MNHN, Paris

Coloration (pl. III).

1 — *Adulte.*

a) Coloration fondamentale.

Sur un fond de teinte très variable (du noir au gris pâle), apparaissent dorsalement trois catégories d'éléments :

— Des ocelles : disposés en quatre rangées longitudinales, les plus petits, paravertébraux, sont toujours bien distincts les uns des autres ; les plus gros, latéro-dorsaux, de sept à huit granules, surtout individualisés vers l'arrière, tendent vers l'avant à fusionner pour former une ligne continue.

Entre les ocelles, on distingue de petites taches blanches n'occupant souvent pas plus d'une à deux écailles, formant des lignes sinueuses transversales. Il existe parfois des ocelles médio-dorsaux qui peuvent fusionner pour donner sur la nuque une raie claire de un à deux centimètres.

— Des bandes transversales noirâtres :

- Une scapulaire, faiblement marquée ;
- Six dorsales, et une lombaire, plus nettes, souvent scindées en deux taches subsymétriques, non jointives dans le plan médian et parfois décalées entre la moitié droite et la moitié gauche du corps.
- Deux stries nuchales, en général peu visibles.

Il existe des taches brunes sur la base de la queue.

— De fines stries : Entourant les ocelles, de teinte noire ou brune, d'une largeur n'excédant pas une écaille, elles sont visibles surtout sur la nuque et la partie antérieure du corps.

Sur les flancs, on distingue deux à cinq taches noires, s'estompant vers l'arrière, en correspondance avec les stries dorsales. On remarque parfois l'existence d'une sixième petite tache noire, juste en avant des membres postérieurs, en vis-à-vis de la dernière strie dorsale. Ces taches peuvent être suivies d'un ocelle clair postérieur. La face supérieure des membres est tachetée de blanc. Un vaste réseau de lignes grises ou noires s'étend sur toute la gorge et forme des marbrures transversales sur la région sternale. La poitrine est grisâtre et le ventre jaunâtre, parsemé de petites taches sombres. La face inférieure de la queue est rougeâtre.

b) Variations individuelles.

Elles concernent, outre la teinte générale, qui varie du noir au brun, vert olivâtre, gris-bleu, gris-vert, jusqu'à un gris pâle, les trois catégories d'éléments que nous avons relevés :

— Les ocelles : leur teinte varie du blanc au gris-vert ou à un jaune franc.

Si les ocelles médians sont toujours distincts, les ocelles latéraux peuvent soit rester complètement individualisés, soit former deux lignes continues de la nuque à la base de la queue.

Le développement des ocelles sur les flancs est variable : on les observe parfois en continuité, formant des lignes transversales claires.

— Les taches sombres :

Noirâtres ou olivâtres, elles sont parfois peu visibles si la coloration générale est très sombre. Leur extension latérale varie en proportion inverse du développe-

Source : MNHN, Paris

ment des ocelles latéro-dorsaux. Ces taches sont parfois totalement absentes chez les individus les plus clairs. C'est chez eux que le réseau de stries est le plus développé (bien qu'il puisse être exceptionnellement absent). Chez quelques individus on compte sept à huit bandes dorsales (rarement cinq) : le nombre des gros ocelles latéro-dorsaux permet de penser qu'il s'agit du dédoublement de l'une d'elles. Il existe en effet des individus avec six bandes d'un côté et sept de l'autre.

— Les stries dorsales :

Elles peuvent être limitées à la région nuchale et sont alors, en général, noires, à orientation longitudinale, chez les individus sombres, pourvus de taches dorsales. Chez les individus plus clairs (gris-bleu), sans taches dorsales, les stries gagnent vers l'arrière et forment des lignes sinueuses, d'orientation longitudinale, brunes, entre les quatre ou cinq rangées d'ocelles dorsaux. Sur quelques exemplaires nous avons noté un élargissement des stries longitudinales esquissant une bande scapulaire incomplète. Chez les individus gris jaunâtre très clair, provenant du massif de l'Isalo, ces stries, de teinte marron, sont disposées, sur toute la région dorsale, en forme d'arcs autour de quatre ou cinq rangs d'ocelles blancs. On note l'absence des taches sombres dorsales et latérales sur les flancs. Sur la face ventrale, la coloration grise de la région sternale a une extension très variable. Il existe parfois une tache jaune au niveau des replis gulaires.

c) Différences sexuelles.

Chez le mâle, la poitrine est plus sombre et la coloration ventrale jaunâtre est souvent plus accusée, formant des taches confluentes sur le pubis, la région abdominale postérieure, la base de la queue, les cuisses et les talons.

2 — *Juvénile.*

La coloration est très semblable à celle de l'adulte. On observe la même disposition régulière des ocelles clairs sur la face dorsale et les flancs. Leur réseau de stries périphériques est très net : on le retrouve sur toute la face dorsale. Par endroits, ces stries deviennent plus larges, fusionnent et dessinent l'amorce des taches sombres entre les ocelles paravertébraux et latéro-dorsaux, qui existent chez les adultes. On distingue trois barres sombres obliques sur les bras et les jambes ainsi que des petites taches brunâtres sur les cuisses.

La face ventrale est parsemée d'ocelles ronds blanc-rosâtres ou jaunâtres. On les observe sur toute la gorge ainsi que sur la région sternale où ils forment, en arrière du repli gulaire, trois rangées transversales de taille décroissante. Ces ocelles se détachent sur un fond gris sombre. Chez l'adulte, ne subsistent que les stries grises ainsi que des marbrures sur la poitrine. La face ventrale est jaunâtre, piquetée de petits points noirs, et la face inférieure de la queue, légèrement rougeâtre. Comme chez les adultes, on note l'existence de deux replis latéraux sur les flancs.

Hémipénis (pl. IV, en haut).

a) Forme générale :

L'hémipénis est simple, bulbeux, légèrement bilobé, de 17 mm de longueur, à sillon spermatique nettement hélicoïde, largement ouvert, sauf à sa base, avec un bourrelet le long de la lèvre interne.

Source : MNHN, Paris

b) Pédoncule : long (moitié de la longueur totale), non ornementé.

c) Corps : faiblesse de l'ornementation celluleuse qui est à peine indiquée.

— Face antérieure : elle est remarquable par la réduction des lèvres antérieures qui laissent le sillon déboucher largement ouvert, sur la face apicale. Les deux auricules sont présentes, mais réduites à deux petites cornes, non recourbées.

— Face postérieure : elle porte un éperon médian, légèrement bilobé, et quatre renflements (deux médians, deux latéraux).

— Face latérale : le spécimen étudié ne possède que six à sept replis transversaux, peu saillants, non festonnés, mais douze collerettes ont été comptées sur un autre spécimen.

d) Apex :

De dimensions 9 × 5 mm, il est limité par un bourrelet périphérique; le bord antérieur est rectiligne et fortement échancré par le sillon spermatique. La commissure apicale est en forme de gouttière, en Y très évasée. Les deux dômes sont bien marqués (l'externe un peu plus saillant), à axes convergents vers l'avant, à surface marquée d'une faible ornementation sinueuse en puzzle.

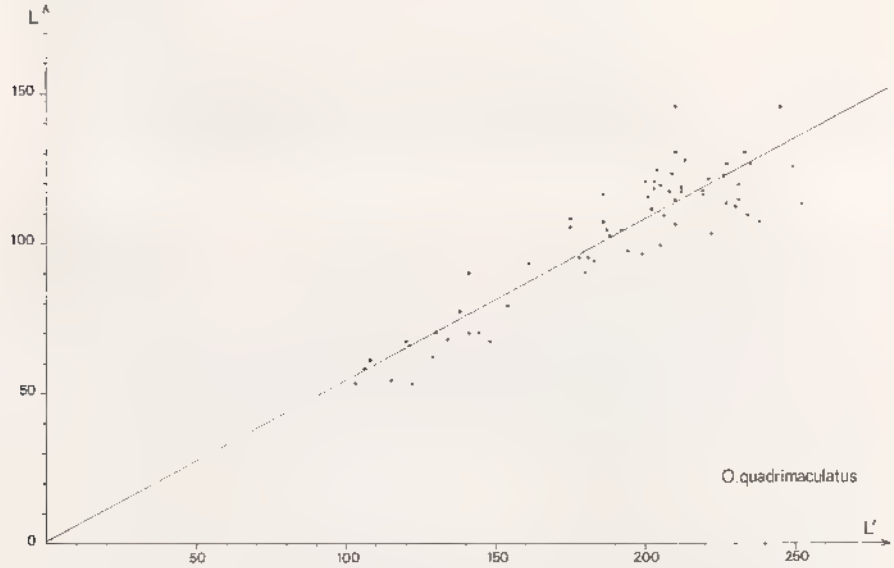


Fig. 4 : Relation entre la longueur du corps (L) et de la queue (L') chez *Oplurus quadrimaculatus*. Droite de régression : L = 0,534 L' + 1,08.

Biométrie (fig. 4).

Équations des droites de régression :

L' = 1,535 L + 32,60.
L = 0,534 L' + 1,08.

Coefficient de corrélation : 0,91.

Mensurations extrêmes (mm) : 155 (103); 390 (245).

Source : MNHN, Paris

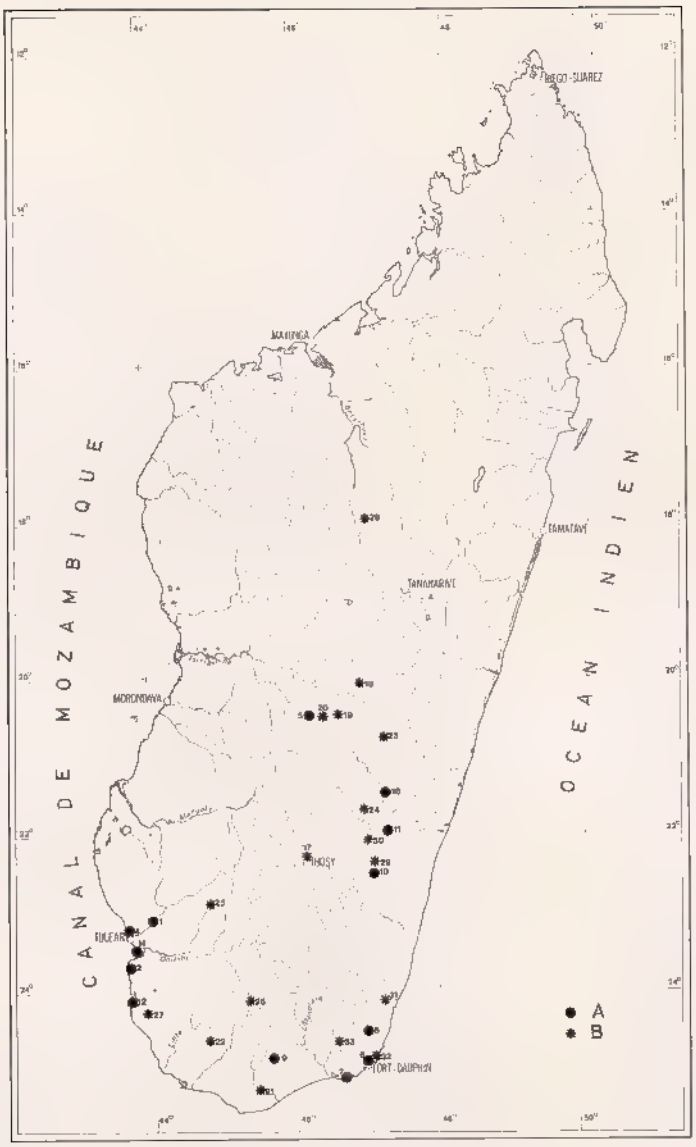


Fig. 5 : Carte de répartition d'*Opluruus quadrimaculatus*.
A : d'après F. Angel, 1942; B : observations ultérieures.

Écologie.

L'aire de répartition couvre un large éventail de bioclimats : du domaine phytogéographique du Sud à celui de l'Est; du niveau de la mer à 1 900-2 000 m d'altitude.

a) Le climat s'échelonne donc de l'aride au per-humide et subit les modifications liées à l'altitude (voir R. Paulian et coll., 1971) : aggravation des écarts de température et des minimums thermiques, ainsi que de la rapidité de leurs variations, insolation plus intense, mais souvent moins longue.

Source : MNHN, Paris

Répartition (fig. 5)

Origine	N°	Localité	Altitude (m)	Région	Domaine phyto-géographique	Carroyage	Observations
F. Angel, 1942	1	Ianzamala	200	Sud-Ouest	Sud	D-57	= Anjamala
	2	Anakao	côte	Sud-Ouest	Sud	C-59	
	3	Lavenombato	?	Sud-Ouest	Sud-Ouest?	?	
	4	Tuléar	côte	Sud-Ouest	Sud	C-58	
	5	Ambohibola	1 000	Sud-Ouest	Centre (pentes occidentales)	K-51	Ambohibola
			côte	Sud	Sud	D-62	Ambohibolo
	6	Fort-Dauphin	côte	Sud-Est	Est	N-62	
	7	Andrahomana	côte	Sud-Est	Est	M-62	
	8	Eminiminy	200	Sud-Est	Centre	N-61	
	9	Antanimora	300	Sud	Sud	J-62	
	10	Ivohibe (massif)	1 000-1 800	Sud-Central	Centre	N-56	
	11	Ikongo	1 000-1 200	Est	Est	O-54	forêt
	12	Tsimanampetsa (bords du lac)	50	Sud-Est	Sud	C-60	= lac Tsimanampetsotsa
	13	Antandroy (pays)	—	Sud	Sud	—	
	14	Sarondrano	côte	Sud-Ouest	Sud	C-58	
	15	Androy-Nord	—	Sud	Ouest	—	
	16	Sahambavy	1 300	Centre	Centre (pentes occidentales)	O-53	bord ruisseau
Observations ultérieures							
20-XII-1962	17	Ihosy	800	Sud-Central	Ouest	K-55	
27-X-1963	18	Ibity	1 800-1 900	Centre	Centre (pentes occidentales)	N-50	massif
IV-1964	19	Itremo	1 600	Centre	Centre (pentes occidentales)	M-51	rochers
29-VIII-1964	20	Amborompotsy	1 000	Sud	Centre	L-51	
30-VIII-1964	21	Tsihombe	70	Sud	Sud	I-63	
30-VIII-1964	22	Ampanihy	250	Sud	Sud	G-61	
1-IX-1964	23	Ambalamanakana	1 800	Centre	Centre	O-51	pK 293,5
14-II-1965	24	Ambalavao	950	Sud-Central	Centre (pentes occidentales)	N-54	pK 485
15-II-1965	25	col des Tapia (sud)	1 100	Sud-Ouest	Centre (pentes occidentales)	G-57	
21-II-1965	26	Bekily	400	Sud	Ouest	I-60	
20-VII-1965	27	Lavaboro	100	pays Mahafaly	Sud	D-60	
8-XII-1969	28	Mahatsinjo	1 100	Centre	Centre (pentes occidentales)	N-44	
3-XI-1970	29	Andrianony (Angodongodona)	1 600	Centre	Centre	N-55	R.C.P. 225
XII-1970	30	Antanifosty (réserve Andringitra)	2 000	Centre	Centre	N-55	R.C.P. 225
9-VII-1971	31	Soavala	70	Sud-Est	Est	O-60	R.C.P. 225
12-XII-1971	32	Lokara	côte	Sud-Est	Est	N-62	R.C.P. 225
14-XII-1971	33	Androatsabo	400	Sud-Est	Sud	M-61	R.C.P. 225

Source : MNHN, Paris

b) La végétation est, corrélativement, très diverse : depuis les hauts fourrés épineux du « bush » Antandroy et Mahafaly jusqu'aux forêts ombrophiles et sempervirentes de l'Est, tropophiles et décidufoliées de l'Ouest, sclérophylles sur les pentes occidentales du Centre (Tapia = *Uapaca bojeri*) des cols des Tapia Nord et Sud).

c) Ces Lézards sont rupicoles et inféodés à des rochers de morphologie et de nature variées : calcaires en pays Mahafaly, gneiss et granites le plus souvent, itacolumites dans l'Ibity, etc.

On peut considérer comme limite altitudinale 1 900-2 000 m sur les Hautes Terres centrales : Antanifotsy, Itremo, Ibity, Mahatsinjo.

Il s'agit, ici, d'une limite d'ordre climatique, probablement thermique. Le point le plus haut connu est situé sur la bordure orientale du plateau d'Andohariana (noté Antanifotsy : 30), à plus de 2 050 m d'altitude. Il s'agit d'une limite maximale : les Oplures se raréfient progressivement entre le village d'Antanifotsy, situé dans la plaine (1 400 m), et le rebord du plateau d'Andohariana. Ils sont absents dans le vaste désert de pierres sommital à 2 500 m.

Lors de la révision de F. Angel (1942), le point le plus septentrional connu était proche de Fianarantsoa. Nous avons progressivement doublé vers le Nord (Mahatsinjo) l'allongement latitudinal de l'aire de dispersion. Des recherches complémentaires sont nécessaires, surtout vers l'Ouest.

— Les *O. quadrimaculatus* sont certainement absents dans la plus grande partie du domaine oriental. Nous les avons rencontrés à Soavala sur des dalles rocheuses non seulement dans les parties déboisées (savoka secondaire à *Ravenala madagascariensis*) mais en pleine forêt ombrophile aux basses altitudes (70 m). Au-dessus, ils étaient absents, de même dans le zone sommitale rocheuse, à 1 900 m.

En relation avec cet habitat varié, nous avons vu, ci-dessous, l'existence d'une multitude de colorations homochromes allant d'une teinte claire, sur les rochers gréseux de l'Isalo, à une teinte sombre, presque entièrement noire, en altitude et sur les rochers recouverts de Lichens incrustants noirâtres.

Il ne s'agit probablement pas de sous-espèces géographiques car, à quelques dizaines ou centaines de mètres de distance, nous avons observé, à maintes reprises, des formes claires, des formes sombres, et des formes intermédiaires.

IV - Oplurus fierinensis A. Grandidier, 1869

A. Grandidier : *Rev. Mag. Zool.*, 2e série, 1869, *21* : 341 = *Oplurus fierinensis*.

Boulenger : Cat. Liz. Brit. Mus., 1885, *2* : 129 (cité en note) = *Hoplurus fierinensis*.

Mocquard : *Bull. Soc. philom.*, Paris, 8e série, 1894-1895, *7* (3) : 97; *ibid.*, 9e série, 1899-1900, *2* (4) : 105. — *Nlles Arch. Mus.*, Paris, 5e série, 1909, *1* : 23.

Boettger : *Abhandl. Senck. nat. Gesell*, 1877, *11* : 45. — *In* Voeltzkow, Reise in Ostafrika, Syst. Arb., 1913, *3* (4) : 370.

Barbour : *Bull. Mus. comp. Zool.*, 1918, *61* (14) : 483.

Angel : *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 87, pl. 13, fig. 1.

Mertens : *Zool. Gart.*, Leipzig, 1955, *22* : 59, fig. 3 = *Oplurus fierinensis*.

Savage : *Copeia*, 1952 (3) : 183.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION.

A. GRANDIDIER a donné d'*Oplurus fierinensis* (1869 : 341) la diagnose suivante :

« D'un gris verdâtre uniforme. Occipital de grandeur moyenne. Les pattes antérieures ont toutes leurs écailles carénées; dans les pattes postérieures celles des cuisses sont lisses. Les écailles des côtés du cou sont un peu carénées. Corps déprimé. »

Type : quatre exemplaires syntypes n° 7638 (Ig 442) (récoltés par l'auteur pendant l'année 1869 sur la côte Ouest de Madagascar).

Dimensions : corps 100 mm, queue 175 mm.

Terra typica : Mafale (= Mahafaly).

ILLUSTRATIONS.

1942, F. ANGEL : fig. 1, pl. 13.
1955, R. MERTENS : fig. 3 : 59.

COLORATION.

1 — *Adulte.*

a) Coloration fondamentale.

La teinte chez cette espèce (compte tenu de notre échantillonnage limité à la région de Tuléar) est uniformément grisâtre, verdâtre ou bleuâtre. Quelques individus présentent une raie médio-dorsale bistre, un peu plus colorée que la teinte générale, et, par contre, deux raies latéro-dorsales, un peu plus claires, sur les trois quarts antérieurs du dos. Toutes ces raies ont des limites confuses.

On observe parfois un semis de points bistres (1 écaille) très clairsemé sur toute la région dorsale et la face supérieure des membres.

Dans quelques cas, on note une tache brunâtre peu visible en arrière de l'épaule, prolongée vers l'avant par une courte strie au-dessus de l'épaule, que nous retrouverons chez *O. saxicola.*

La face inférieure est d'un blanc bleuâtre très clair, avec quelques stries peu marquées sur les angles postérieurs de la mandibule. La région sternale est légèrement grise et l'extrémité inférieure de la queue roussâtre. On notera l'absence de taches claires ou de stries sur la face dorsale des membres et de taches brunes sur les côtés du cou.

b) Variations individuelles.

Chez beaucoup d'individus, on notera l'absence de la tache sombre au-dessus et en arrière de l'épaule, des stries sur la gorge, des deux raies claires latéro-dorsales, du piquetis bistre, de la raie médio-dorsale ou de l'un ou l'autre de ces divers éléments.

La face ventrale est souvent entièrement blanche.

c) Différences sexuelles.

La coloration du mâle est essentiellement marquée par la présence de taches jaunes, coalescentes, largement étendues sur l'abdomen, le pubis, la face inférieure des cuisses et la base de la queue.

La poitrine peut être légèrement plus grise.

La coloration de la raie dorsale ne semble pas en relation avec le sexe.

Source : MNHN, Paris

2 — *Juvénile.*

Le jeune à l'éclosion est très semblable à l'adulte. Il est uniformément gris sur le dos, la queue un peu plus bistre ainsi que la face supérieure des membres où l'on note quelques écailles bordées de clair sur les cuisses. Les flancs sont plus clairs. Il existe une petite tache sombre en arrière et au-dessus des épaules. La face inférieure est entièrement blanchâtre, avec quelques stries gris très clair aux angles de la mandibule chez certains individus. L'extrémité de la queue est légèrement rougeâtre.

Pl. IV : Hémipénis d'*Oplurus quadrimaculatus* (haut) et d'*O. fierinensis* (bas).

Source : MNHN, Paris

Hémipénis (pl. IV, en bas).

a) Forme générale :

L'hémipénis est simple, claviforme, de 11,5 mm de longueur, le sillon largement ouvert, hélicoïdal, et l'apex légèrement bilobé, en forme de demi-calice.

b) Pédoncule : un peu moins long que le corps, lisse.

c) Corps : largement évasé vers le haut, à collerettes peu saillantes, sur une hauteur égale à la zone celluleuse.

— Face antérieure : Les auricules sont absentes. Les lèvres antérieures sont réduites à un bourrelet saillant qui ne rétrécit pas le sillon spermatique, mais rend la face antérieure plane.

— Face postérieure : On note un éperon saillant, bilobé et trois renflements, un médian, deux latéraux.

— Face latérale : On compte environ douze collerettes.

d) Apex :

Nettement ovale de dimensions 7 × 4,5 mm, avec deux dômes hémisphériques peu accusés, à surface marquée de très petites rugosités, un bourrelet périphérique et un éperon dorsal. La gouttière est en forme de Y.

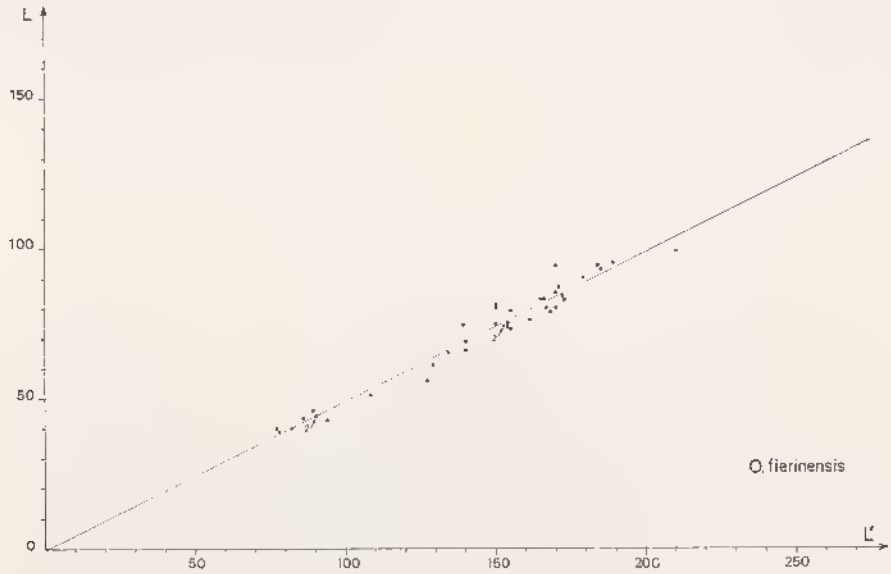


Fig. 6 : Relation entre la longueur du corps (L) et de la queue (L') chez *Oplurus fierinensis*
Droite de régression : L = 0,498 L' — 0,666.

Biométrie (fig. 6).

Équation des droites de régression :

L' = 1,935 L + 6,43.
L = 0,498 L' — 0,666.

Coefficient de corrélation : 0,98.

Mensurations extrêmes (mm) : 107 (78); 309 (210).

Source : MNHN, Paris

Fig. 7 : Carte de répartition d'*Oplurus fierinensis*, *O. grandidieri* et *O. saxicola*. A : *O. fierinensis*; B : *O. grandidieri*, d'après F. Angel (1942); C : *O. grandidieri*, observations ultérieures; D : *O. saxicola*, d'après F. Angel (1942); E : *O. saxicola*, observations ultérieures

Écologie.

L'aire de distribution de cette espèce est encore insuffisamment connue. Nous l'avons rencontrée, relativement abondante, sur les entablements calcaires et leurs versants dans la région de Tuléar : vallée du Fiherenana, plateau de la Table, de Saint-

Source : MNHN, Paris

RÉPARTITION (fig. 7)

Origine	N°	Localité	Altitude (m)	Région (d'après F. Angel 1942)	Domaine phytogéographique	Carroyage	Observations
F. ANGEL, 1942	—	—	—	Sud-Ouest	Sud		types
OBSERVATIONS ULTÉRIEURES 18-XI-65	1	St-Augustin	côte	Sud-Ouest	Sud	C-59	
	2	vallée du Fiherenana	côte	Sud-Ouest	Sud	D-58	
	3	Sarondrano	côte	Sud-Ouest	Sud	C-58	
	4	Anzamala	200	Sud-Ouest	Sud	D-57	

Augustin, etc. Les types sont connus du plateau Mahafaly, ce qui correspond exactement aux mêmes formations : calcaires d'âge Éocène. Sur les calcaires clairs grisâtres en surface, ces Oplures sont homochromes, et, par suite, peu visibles. Ils se réfugient dans les fissures étroites. Ils grimpent parfois aux arbres mais y semblent moins habiles.

Le climat type est celui de Tuléar, caractérisé par son aridité.

La végétation (climax) est le « bush » de type Mahafaly : haut fourré épineux à Didiéracées, sur calcaires, parfois indurés en surface par l'existence de croûtes.

V - Oplurus grandidieri (Mocquard), 1900

MOCQUARD : *Bull. Soc. philom.* Paris, 9e série, 1899-1900, *2* (4) : 105 = *Hoplurus grandidieri*. — *Bull. Mus.*, Paris, 1900 : 346. — *Nles Arch. Mus.*, Paris, 5e série, 1909, *1* : 23.

BOETTGER : *In* VOELTZKOW, Reise in Ostafrika, Syst. Arb., 1913, *3* (4) : 370.

ANGEL : *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 85, pl. 12, fig. 2.

MERTENS : *Zool. Gart.*, Leipzig, 1955, *22* : 58, fig. 1 = *Oplurus grandidieri*.

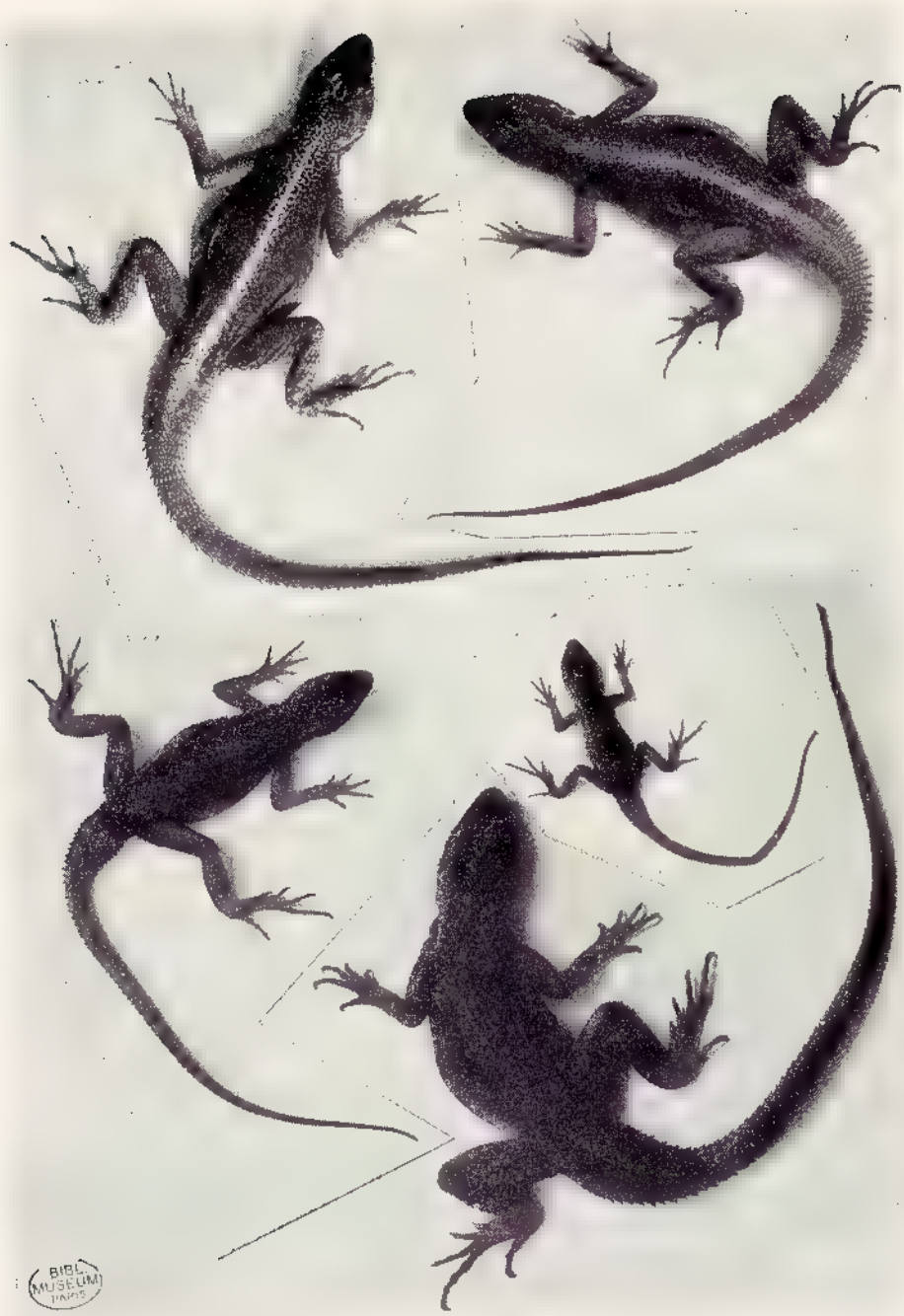
SAVAGE : *Copeia*, 1952 (3) : 182.

DESCRIPTION.

La diagnose de cette espèce, la dernière à avoir été décrite, a bénéficié d'une double publication, en 1900, par F. MOCQUARD qui consigne quelques caractéristiques de l'écaillure et de la coloration, note la présence d'une bande vertébrale claire et souligne les affinités de cette espèce avec *Oplurus fierinensis*.

Type : un exemplaire mâle n° 99-359 au Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris.
Dimensions : corps : 106 mm, queue : 200 + ... (brisée près de l'extrémité).
Terra typica : Vinanitelo (forêt d'Ikongo).

Source : MNHN, Paris



Pl. V : Coloration dorsale d'*Oplurus grandidieri* (haut) et d'*O. saxicola* (bas).

Source : MNHN, Paris

Coloration (pl. V, en haut).

1 — *Adulte.*

a) Coloration fondamentale.

Cette espèce est aisément reconnaissable à l'existence d'une raie dorsale vert pâle, brillante, s'étendant depuis la nuque jusque sur la base élargie de la queue. Cette raie tranche sur le fond olivâtre ou brunâtre de la coloration dorsale. Des vermiculations noires couvrent le cou et le thorax.

Les flancs sont roux. Toute la tête est brun rougeâtre, y compris la face inférieure marquée de quelques stries brunes. La face ventrale est gris blanchâtre, piquetée de gris, la queue rougeâtre, sauf à sa base.

b) Variations individuelles.

Elles portent sur :

— la largeur de la raie dorsale : elle peut être réduite à une mince ligne, mais est toujours nettement discernable;

— les vermiculations : elles s'étendent parfois largement sur le dos en arrière du thorax. Dans quelques cas, elles sont réduites à un semis de petits points noirâtres sur la plus grande partie de la région dorsale; ceux-ci s'étendent quelquefois jusqu'au niveau des membres postérieurs et envahissent alors la raie dorsale verte.

Certains individus montrent un piquetis de petites taches claires de trois à six granules, à alignement transversal, avec une rangée de taches plus nettes (une quinzaine) de chaque côté de la raie claire.

c) Différences sexuelles.

Chez le mâle, la tête et surtout la gorge semblent un peu plus roses, ainsi que la face inférieure de la queue. La raie dorsale chez quelques échantillons est plus large et plus claire. Le meilleur caractère semble être l'existence de taches jaune vif, s'étendant sur la région pubienne, tout l'abdomen, la face inférieure des cuisses et la région proximale de la base de la queue. Ces taches sont nettement séparées les unes des autres.

2 — *Juvénile.*

La raie médio-dorsale, bleutée, est bien marquée. Elle est bordée, latéralement, de taches noires plus vives, qui se détachent sur la coloration brunâtre. De chaque côté, jusque sur les cuisses, on note un piquetis de points noirs et de très petits ocelles blancs. Les plus proches de la raie médio-dorsale (environ une quinzaine) sont les plus gros.

Les flancs sont bistres; la queue, sauf à la base, est entièrement rougeâtre, de la même teinte que les côtés de la tête (labiales, écailles temporales et supraciliaires) et la gorge. Celle-ci présente quelques stries noires sur les branches de la mandibule. La face inférieure est grisâtre. Les bras et les jambes sont coupés de trois stries brunes.

Source : MNHN, Paris

Pl. VI : Hémipénis d'*Opturus grandidieri* (haut) et d'*O. saxicola* (bas).

Hémipénis (pl. VI, en haut).

a) Forme générale :

C'est un organe allongé, bulbeux, de 17,5 mm de longueur, bilobé. Le sillon est hélicoïdal, largement ouvert sur toute la hauteur.

Source : MNHN, Paris

b) Pédoncule : long (la moitié de la longueur totale), inerme, à section circulaire.

c) Corps : aussi haut que large, avec une large zone à cellules de très petite taille.

— Face antérieure : Elle ne montre pas d'aplatissement, occupée surtout par un sillon très large, limité par une zone étendue dépourvue d'ornementation. Les auricules sont à peine visibles.

— Face postérieure : Il n'y a pas de ligne médiane à l'affrontement des petites cellules. On note un éperon médian, légèrement bilobé.

— Face latérale : Elle est pourvue de dix à treize collerettes.

d) Apex :

De forme ovale, mesurant 7,5 × 5 mm, largement échancré sur la face antérieure, il est limité par un bourrelet périphérique qui donne, vers l'avant, deux lèvres antérieures peu développées, ne marquant aucun rétrécissement du sillon spermatique. Les deux dômes sont fortement saillants, à axes parallèles, ornementés d'un système de petites crêtes parfois polygonales, l'externe étant le plus développé. La commissure apicale affecte, à cause de l'éperon postérieur, la forme d'un V.

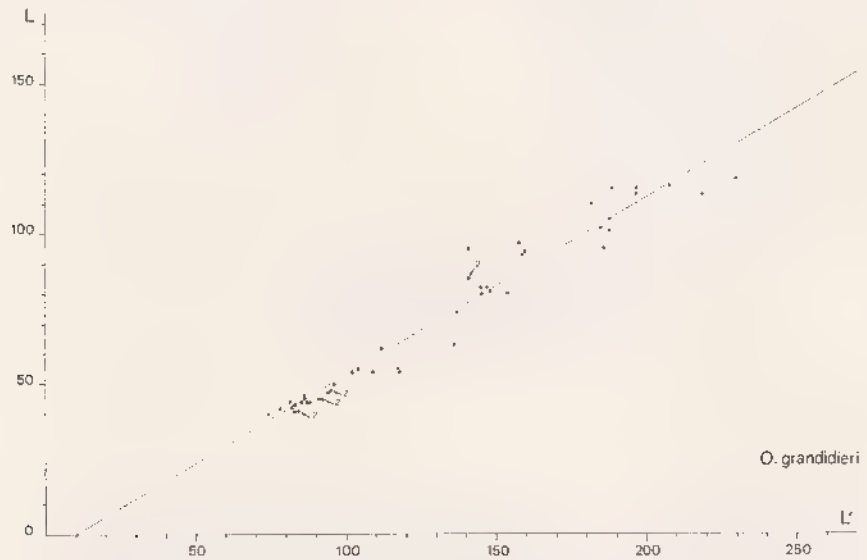


Fig. 8 : Relation entre la longueur du corps (L) et de la queue (L') chez *Oplurus grandidieri*. Droite de régression : L = 0,594 L' — 6,73.

Biométrie (fig. 8)

Équation des droites de régression :

L' = 1,611 L + 16,41.
L = 0,594 L' — 6,73.

Coefficient de corrélation : 0,98.

Mensurations extrêmes (mm) : 114 (74); 348 (230).

Source : MNHN, Paris

Répartition (fig. 7)

Origine	N°	Localité	Altitude (m)	Région (d'après F. Angel 1942)	Domaine phyto-géographique	Carroyage	Observations
F. Angel, 1942	1	Vinanitelo	1 200	Est	Centre	O-54	en forêt
	2	Ikongo	1 000-1 200	Est	Est	O-54	Fort-Carnot (massif)
Observations ultérieures							
24-VII-1960	3	Betorabato	200	Ouest	Ouest	H-54	rivière (O. Appert réc.)
VIII-1960	4	Ambatovory	300-500	Ouest	Ouest	I-53	le long du Mangoky (O. Appert réc.)
VI-1961	5	Tsitanandro	200	Ouest	Ouest	F-54	O. Appert réc.
	6	Ankazoabo	350	Ouest	Ouest	F-55	O. Appert réc.
6-XI-1970	7	Sahambano	700	Sud-Central	Ouest	L-55	route Ihosy-Ivohibe (10 km d'Ihosy)
14-II-1965	8	Ambalavao	950	Sud-Central	Centre (pentes occidentales)	N-54	pK 485 : 1 jeune
	9	Ihosy	800	Sud-Central	Ouest	K-55	

Source : MNHN, Paris

ÉCOLOGIE.

Cet Oplure n'était connu que de deux stations rangées par F. ANGEL (1942) dans l'Est, mais, en fait, à la limite des domaines phytogéographiques de l'Est et du Centre. Il est abondant entre Ambalavao et Ihosy, dans le domaine du Centre, variante des pentes occidentales, d'où il déborde dans l'Ouest. Les altitudes maximales s'échelonnent de 200 à 1 200 m de l'Ouest vers l'Est.

Le climat est caractérisé par une pluviométrie et une nébulosité modérées, des températures maximales élevées et des écarts de température importants. La végétation a été particulièrement endommagée par les feux de brousse. Dans la région de Vinanitelo et du massif de l'Ikongo, il s'agit de la forêt de type oriental, ombrophile. En allant vers l'Ouest, elle fait place aux formes d'altitude (domaine du Centre) puis à la forêt sclérophylle des pentes occidentales et, enfin, à la forêt occidentale tropophile du haut bassin du Mangoky.

Cette espèce est rupicole, inféodée aux inselbergs granito-gneissiques, utilisant les fissures comme abris.

VI - **Oplurus saxicola** A. Grandidier, 1869

A. GRANDIDIER : *Rev. Mag. Zool.*, 2e série, 1869, *21* : 340 = *Oplurus saxicola.*

BOULENGER : Cat. Liz. Brit. Mus., 1885, *2* : 129 (cité en note) = *Hoplurus saxicola.*

MOCQUARD : *Bull. Soc. philom. Paris*, 8e série, 1894-1895, *7* (3) : 96. — *Nles Arch. Mus.*, Paris, 5e série, 1909, *1* : 23.

BOETTGER : *Abhandl. Senck. nat. Gesell*, 1877, *11* : 44. — *In* VOELTZKOW, Reise in Ostafrika, Syst. Arb., 1913, *3* (4) : 370.

METHUEN et HEWITT : *Ann./Meded. Transvaal Mus.*, 1913, *3* (4) : 188.

ANGEL : *Bull. Acad. malgache*, 1930, *13* : 112. — Faune Colon. franç., 1934, *5* (6, 29) : 313. — *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 86, pl. 12, fig. 3. — *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, 1949, (A), *3* (2) : 157.

SAVAGE : *Copeia*, 1952 (3) : 182 = *Oplurus saxicola.*

DESCRIPTION.

En 1869, A. GRANDIDIER récolte et décrit :

« *Oplurus saxicola* : corps extrêmement déprimé. D'un vert rougeâtre marqué de taches. Abdomen blanc. Gorge noirâtre. Occipital très grand, de forme triangulaire. Les écailles des pattes antérieures sont toutes carénées; dans les pattes postérieures, celles des cuisses le sont à peine. Écailles des côtés du cou pareilles à celles du dos. »

Types : deux exemplaires syntypes n° 7637 (A. GRANDIDIER leg.) au Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris.

Dimensions : longueur corps : 75 mm; de la queue : 125 mm.
Terra typica : Fiérin.

ILLUSTRATION.

1942, F. ANGEL : fig. 3, pl. 12.

Source : MNHN, Paris

Coloration (pl. V, en bas).

1 — *Adulte.*

a) Coloration fondamentale.

Sur un fond brunâtre ou olivâtre, se détachent des vermiculations noires, éparses sur le cou et la région thoracique. Une raie dorsale fine, roussâtre, légèrement plus claire que le fond, s'étend de la nuque à la base de la queue. On distingue souvent deux lignes latéro-dorsales plus claires, mal délimitées, sans ocelles individualisés. Chez presque tous les spécimens examinés nous avons observé une tache noire en arrière de l'épaule qui se raccorde, par-dessus celle-ci, à une large strie longitudinale brune sur les côtés du cou; cette strie atteint le tympan et parfois l'œil. Il existe en outre une strie noire, plus ventrale, et une autre dorsale. La teinte ventrale est très contrastée : la gorge et la poitrine sont grises, le ventre blanchâtre, avec quelques points gris épars. Sur la gorge les stries sont peu visibles, parfois limitées à une simple tache sur la partie postérieure de la mandibule.

b) Variations individuelles.

Elles concernent essentiellement :

— L'importance des taches noires sur les flancs : chez de rares spécimens, elles font complètement défaut; sur d'autres, au contraire, on observe deux à quatre taches arrondies.

— La raie médio-dorsale a une largeur variable et elle est parfois peu visible.

— L'importance des deux raies latéro-dorsales plus claires : toujours très peu marquées, elles sont fréquemment indiscernables.

— Les vermiculations peuvent être réduites à un semis de petits points noirs. Leur extension va de la région nuchale à toute la région dorsale, y compris la raie médiodorsale. On note parfois un piquetis de très fins points blancs sur la région lombaire. Chez certains individus, la face inférieure de la queue et des bords de la mandibule présentent une coloration rougeâtre.

Nous avons pu examiner deux individus femelles capturés en mars 1960 à Andabolava (Tsivory) et en bon état de conservation. Ces deux exemplaires sont remarquables par : (*a*) la présence d'un réseau continu polygonal formant un treillage brun ou bistre sur fond gris très clair et (*b*) l'existence sur les flancs d'un système de taches latérales comprenant, d'avant en arrière : quatre taches noires (brunâtres sur l'animal à réseau polygonal bistre), larges, étirées transversalement sur toute la largeur du flanc; en arrière, une petite tache noire étroite ayant l'aspect d'une barre transversale et enfin une petite tache noire oblongue très nette, surtout sur l'animal bistre. Nous voyons ici, au complet, les homologues des six bandes dorsales. On observe même entre les taches sombres toujours une, rarement deux fines stries transversales.

— Une tache noire juste en avant des épaules occupe une position homologue de la bande scapulaire bien développée chez d'autres espèces d'Oplures.

Les stries longitudinales sur les côtés du cou sont présentes, et, par-dessus le tympan, atteignent l'œil. Chez l'individu taché de noir, cette bande s'élargit pour former deux taches latéro-nuchales presque séparées. La tête, la gorge et la poitrine sont sombres. L'individu le plus clair montre un piquetis clairsemé de points sombres qui ne couvrent qu'une écaille.

Source : MNHN, Paris

Des observations analogues ont pu être réalisées par l'examen d'une série d'*Oplurus saxicola* récoltés dans la même région à Androatsabo, près de Tranomaro (R.C.P. 225).

Deux remarques :

1 — Les *O. saxicola* dont nous venons de décrire la coloration sont beaucoup plus proches du schéma de coloration fondamental des Iguanidés malgaches (p. 88). Ils en dérivent par un estompement des marques colorées dorsales, les latérales étant seules conservées. Ils offrent l'avantage de permettre une liaison indiscutable avec le *pattern* type et de justifier les homologies que nous serons conduits à établir (p. 85).

2 — La répartition géographique des collectes les situe dans le vaste hémicycle limité par le rebord Manambien au Nord (massif de l'Ivakoany). Une sous-espèce géographique pourrait être justifiée par la dissemblance des colorations. Mais des études plus précises sur le terrain doivent être menées pour étayer cette hypothèse.

c) Différences sexuelles.

La région nuchale d'un mâle en période de reproduction prend une belle teinte mauve. Les flancs sont rougeâtres. La gorge et la poitrine sont entièrement noires, et le ventre largement piqueté de brun. La région abdominale postérieure, les cuisses, la base de la queue sont marquées de taches jaune pâle. Seule la région pubienne est colorée en jaune vif. Toutes ces taches sont nettement séparées les unes des autres.

2 — *Juvénile.*

Le jeune à l'éclosion, ou un peu plus âgé, présente sur un fond brunâtre, un semis irrégulier de petites taches claires, blanches ou jaune pâle. Ces taches, à alignement vaguement transversal, ne concernent pas plus d'un à trois granules. On les retrouve sur toute la face dorsale ainsi que la face supérieure des cuisses et la base de la queue. Elles sont entourées, de façon très incomplète, par de fines stries noires à disposition irrégulière. Les jambes et les bras sont coupés de trois bandes transversales, parallèles, sombres.

On remarque la présence de deux stries plus claires, jaunâtres, latéro-dorsales, du niveau du cou jusqu'au milieu du dos.

Sur la face inférieure, on note des vermiculations grises entre les branches de la mandibule, avec un piquetis fin sur la gorge. Le reste est blanc jaunâtre.

Sur les flancs, on observe les mêmes taches sombres que chez l'adulte.

Hémipénis (pl. VI, en bas).

a) Forme générale :

L'hémipénis est simple, nettement bulbeux, de 11,5 mm de longueur, à apex légèrement bilobé, en forme de demi-calice, avec un sillon spermatique hélicoïdal, largement ouvert.

b) Pédoncule : nettement plus court que le corps, sans ornementation.

Source : MNHN, Paris

Répartition (fig. 7)

Origine	N°	Localité	Altitude (m)	Région (d'après F. Angel 1942)	Domaine phyto-géographique	Carroyage	Observations
F. Angel, 1942	1	Fiérin	?	?	?	?	*Type* : pour Fiherenana?
	2	Antanimora	300	Sud	Sud	J-61	
	3	Ivohibe (massif)	1 000-1 800	Sud-Central	Centre	N-56	n° 30-299
	4	Ampanihy	250	Sud	Sud	G-61	
	5	Tsihombe	70	Sud	Sud	I-63	
	6	Miary	300	Ouest	Ouest	E-53	près de Manja
			300-900	Sud-Central ou Ouest	Ouest Ouest	I-54	
	7	Ambovombe	140	Sud	Sud	K-62	
Observations ultérieures							
III-1960	8	Andabolava	200	Sud-Central	Sud	K-60	P. Malzy réc.; près de Tsivory
29-VIII-9164	9	Beloha	100	Sud	Sud	H-62	
20-II-1965	10	Bekily	400	Sud	Ouest	H-60	
25-XII-1965	11	Tranoroa	210	Sud	Sud	H-61	
25-XII-1965	12	Amborompotsy	220	Sud	Ouest	G-61	
III-1967	13	Horombe	1 000	Sud-Central	Ouest	J-56	plateau
27-XII-1969	14	Ejeda	270	Sud	Sud	F-60	
14-XII-1971	15	Androatsabo	400	Sud	Sud	M-61	près de Tranomaro

Source : MNHN, Paris

c) Corps : largement évasé vers l'extrémité.

— Face antérieure : La zone celluleuse a une large extension. Il n'existe ni auricules, mais une légère saillie latérale externe, ni lèvres antérieures.

— Face postérieure : Les collerettes sont peu développées et en nombre limité par rapport aux petites cellules. L'éperon médian, légèrement bilobé, non saillant, forme une ligne continue avec les deux dômes latéraux.

— Face latérale : On compte six à sept collerettes, légèrement festonnées, les proximales irrégulières; la ligne de raccordement des cellules est peu visible.

d) Apex :

Nettement ovale, il mesure 6 mm × 3 mm. Le bourrelet périphérique n'est pas marqué. Les deux dômes peu saillants sont lisses, l'externe légèrement plus élevé. Le sillon spermatique débouche largement dans une gouttière évasée, en forme de V.

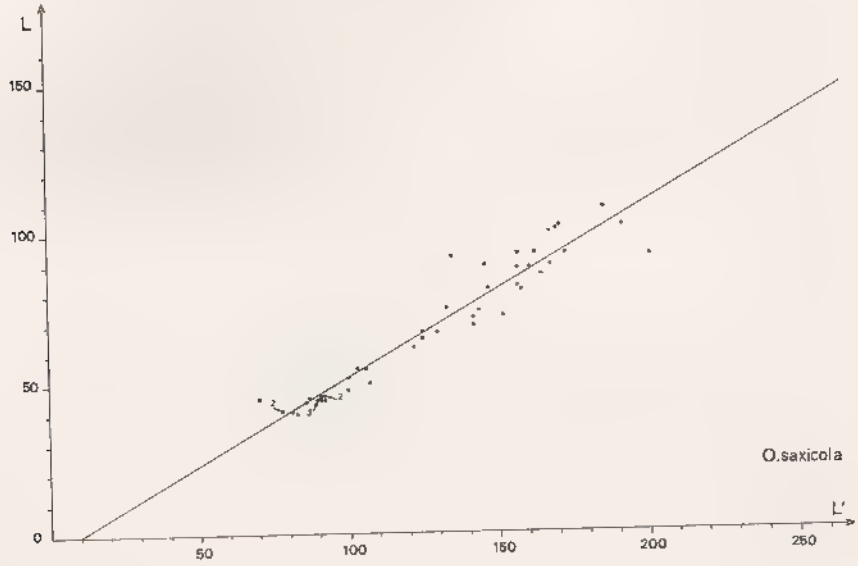


Fig. 9 : Relation entre la longueur du corps (L) et de la queue (L') chez *Oplurus saxicola*. Droite de régression : L = 0,575 L' — 5,34.

Biométrie (fig. 9).

Équation des droites de régression :

L' = 1,604 L + 18,43.
L = 0,575 L' — 5,34.

Coefficient de corrélation : 0,96.

Mensurations extrêmes (mm) : 119 (40); 294 (186).

Source : MNHN, Paris

ÉCOLOGIE.

Cette espèce est localisée dans le Sud et l'Extrême-Sud de Madagascar. Elle est très abondante entre Beraketa, Antanimora, Tsihombe, Ejeda sur les larges affleurements gneissiques (figure 7). Les caractéristiques de l'environnement sont les suivantes :

a) Climat.

Le climat est caractérisé par :

— La faiblesse des totaux pluviométriques, les plus faibles de toute l'Ile (340 mm à Tuléar), mais mieux répartis au cours de l'année que dans l'Ouest.

— Une nébulosité très faible et une insolation élevée.

— Une température élevée en saison chaude et relativement basse en saison fraîche.

b) Végétation.

Ces Oplures chassent sur les dalles rocheuses et à proximité. Sur les affleurements, la végétation est souvent arbustive et très clairsemée (*Pachypodium*, *Xerophyta*, etc.). Alentour, la végétation typique est le « bush » Antandroy, fourré épineux à Didiéracées (en particulier des *Alluaudia*), et à Euphorbiacées arborescentes (g. *Euphorbia*).

c) Abris.

Cet Oplure est rupicole : il est inféodé aux larges affleurements cristallins subhorizontaux, si caractéristiques du pays Antandroy. Sauf pour les mâles en parure nuptiale, l'homochromie est remarquable : corps bistre, tête noirâtre.

L'existence de nombreuses fissures étroites et profondes dans ce matériel bien lité, assure en abondance à ces Lézards des retraites contre les prédateurs et des abris nocturnes, autorisant localement de véritables pullulations : sous la même dalle, on trouve parfois jusqu'à une vingtaine d'*Oplurus saxicola* de toutes tailles, qui s'y sont réfugiés pour la nuit.

Au voisinage de la limite septentrionale de l'aire chorologique, la raréfaction semble due :

— pour une part importante, à des raisons climatiques : augmentation de la pluviométrie, diminution de l'insolation et des températures minimales;

— peut-être, aussi, à des raisons géolithologiques : les larges affleurements gneissiques font place à des reliefs granito-gneissiques (inselbergs), épars sur les hautes terres latéritiques, qui sont moins étendus et faits d'un matériel moins apte à développer, sous l'effet des variations de température, des fissures servant d'abris.

Il faut néanmoins remarquer que dans la région d'Ihosy, en particulier selon l'axe Ihosy-Ivohibe, on trouve des remontées de la végétation typique du Sud, avec sa faune de Gastropodes terrestres, traduisant l'existence de conditions mésoclimatiques locales, non décelées par les stations climatologiques. C'est ainsi que nous comprenons la présence (non vérifiée personnellement) de cette espèce dans la région du massif Ivohibe.

Source : MNHN, Paris

La limite orientale nous paraît devoir être le rebord Manambien et les contreforts des chaînes Anosyennes. Tout l'immense amphithéâtre de l'Ivakoany est occupé par une végétation de type méridional.

La limite occidentale est plus indécise : aucune station n'est donnée du plateau Mahafaly calcaire. Nous avons rencontré cette espèce jusqu'au pied de ce plateau (Ejeda : 27-XII-1969) mais pas à l'intérieur. Les conditions climatiques restent les mêmes (la végétation est toujours le « bush » épineux : si la composition floristique se modifie, les conditions édaphiques en sont responsables). *Oplurus saxicola* semble mal s'adapter aux rochers calcaires à système de fissuration grossier et plus géométrique.

B - Genre **Chalarodon** Peters

Peters : *Monat. König. Akad. Wiss. Berlin*, 1854 : 616. — Reise nach Mossamb., 1882, *3* : 33.
Boulenger : Cat. Liz. Brit. Mus., 1885, *2* : 128.
Angel : *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 89.
Savage : *Copeia*, 1952 (3) : 182.

VII - **Chalarodon madagascariensis** Peters, 1854

Peters : *Monat. König. Akad. Wiss. Berlin*, 1854 : 616. — Reise nach Mossamb., 1882, *3* : 34, pl. 6, fig. 3.
Boulenger : Cat. Liz. Brit. Mus., 1885, *2* : 128.
Mocquard : *Bull. Soc. philom. Paris*, 8e série, 1894-1895, *7* (3) : 97; *ibid.*, 9e série, 1899-1900. *2* : 105; *ibid.*, 1901-1902, *4* (1) : 12. — *Nlles Arch. Mus. Paris*, 5e série, 1909, *1* : 22, 24,
Boettger : *Abhandl. Senck. nat. Gesell.*, 1877, *11* : 46. — *In* Voeltzkow, Reise in Ostafrika, Syst. Arb., 1913, *3* (4) : 295, 370.
Methuen et Hewitt : *Ann./Meded. Transvaal Mus.*, 1913, *3* (4) : 188.
Barbour : *Bull. Mus. comp. Zoöl.*, 1918, *51* (14) : 483.
Petit : *Bull. Soc. zool. France*, 1928, *53* (6) : 401.
Angel : *Bull. Acad. malgache*, 1930, *13* : 112. — *Mém. Acad. malgache*, 1942, *36* : 89, fig. 3, pl. 13.
Mertens : *Senckenbergiana*, 1933, *15* : 266. — *Zool. Gart.*, Leipzig, 1955, *22* : 60.
Savage : *Copeia*, 1952 (3) : 182.
Melville : *Bull. Zool. Nomencl.*, 1971, *28* (1-2) : 26-27.

Description.

En 1854, W. Peters donne, dans le chapitre des *Agamae*; les diagnoses suivantes :

Chalarodon : nov. gen.

« Enyalio dentibus habituque similis, sed corpore sub-depresso, scutellis capitis majoribus, in rostro longitudinalibus, carinatis, collo profunde transversim plicato, squalis hypodactylus carinatis. »

« 13 Ch. madagascariensis n. sp cinereo-carneus, vitta dorsali fasciisque transversis nigrofuscis. »

Terra typica : Madagascar, baie de St-Augustin.

Source : MNHN, Paris

ILLUSTRATIONS.

1882, W. PETERS : fig. 3, pl. 6.
1942, F. ANGEL : fig. 3, pl. 13.
1963, N. KONDO : 2 photos.
1963, L. CLAASSEN : photo de couverture (*in Lacerta*).
1969, C.P. BLANC : fig. 9-11 : 314.

ÉTUDES ULTÉRIEURES.

— L. CLAASSEN (1963 : 10).

— R. ETHERIDGE (1965 : 166) : La disposition des côtes abdominales post-xiphisternales, libres et non fusionnées médioventralement, confère aux genres *Chalarodon* (fig. 2 B, p. 165) et *Oplurus* (matériel étudié, p. 167 : *O. cyclurus*, *O. quadrimaculatus* et *O. cuvieri* = *O. torquatus*) une originalité que ne partage aucun autre Iguanidé.

— C.P. BLANC

- 1965 : Étude ostéologique de *Chalarodon*, qui permet de rapprocher ce Lézard de genres peu évolués d'Iguanidés américains, à mœurs terrestres.
- 1969 *a* : Observations écologiques.
- 1969 *b* : Cycle reproducteur de la femelle.
- 1971 *a*, *b* et *c* : Étude histochimique et ultrastructurale de l'ovogenèse.

— N.N.D. GOSWAMI et A.J. ROSENBERG (1968) : dosent l'activité de trois enzymes hépatiques.

— R. HOFFSTETTER et J.P. GASC (1969) : complètent l'étude des vertèbres.

— C.P. BLANC et C.C. CARPENTER (1970) : étude du comportement en période de reproduction.

— R. BAUCHOT, R. PLATEL et R. PETERMANN (1972) : comparent les relations pondérales encéphalo-somatique de cette espèce avec quelques autres, dont *O. c. cuvieri*.

COLORATION (pl. VII).

1 — *Adulte.*

Nous n'aurons que peu de choses à ajouter aux descriptions de F. ANGEL, 1942, et celle que nous avons donnée (C.P. BLANC, 1969 *a*). Les variations individuelles sont importantes. Nous rappellerons simplement les éléments suivants :

De chaque côté de la crête nuchale on observe chez certains individus une rangée d'ocelles paravertébraux; puis des ocelles latéro-dorsaux souvent fusionnés en une bande claire continue. Entre ces deux rangées d'ocelles existent des taches sombres, marron ou brunes : deux sur le cou, une au niveau des épaules, six (ou sept) sur le dos, deux sur la région lombaire, d'autres en arrière sur la queue. On note un fréquent décalage entre les taches droite et gauche en vis-à-vis. Les deux taches sur la région scapulaire sont en correspondance avec une strie latérale de même teinte passant en avant des épaules, et les six (sept) paires dorsales avec les stries principales latérales.

Source : MNHN, Paris

Pl. VII : Coloration dorsale de *Chalarodon madagascariensis*.

Ces stries sont bordées vers l'arrière par une rangée d'ocelles clairs blancs ou jaunes sur les flancs. Assez souvent on note une (ou quelquefois deux) stries secondaires beaucoup plus fines entre deux stries principales, elles-mêmes soulignées vers l'arrière d'ocelles clairs, très petits.

Source : MNHN, Paris

La face inférieure à dominante blanche, parfois teintée de jaune ou de rose, montre quelques stries grises, discrètes, sur la gorge, et dans quelques cas, une teinte grisâtre sur la zone sternale et rosâtre sur la queue. Nous avons indiqué (C.P. Blanc, 1969 *b*) les caractères sexuels secondaires chez *Chalarodon madagascariensis*.

2 — *Juvénile.*

Chez le jeune, à l'éclosion ou âgé de quelques semaines, le *pattern* fondamental est toujours bien marqué, notamment les ocelles et taches dorsales qui ont tendance, chez l'adulte, à s'estomper ou au contraire à se fusionner pour donner une striation longitudinale.

Hémipénis (pl. VIII).

a) Forme générale :

L'hémipénis est subcylindrique; il a 10 mm de longueur et un apex nettement bilobé.

b) Pédoncule : court (1 mm), sans ornementation, peu visible sur la face antérieure.

c) Corps : ornementation celluleuse de deux types : des petites cellules polygonales dont la taille décroît en direction de l'apex et de grandes cellules, allongées transversalement et formant des replis saillants ou collerettes.

— Face antérieure : Elle est nettement plane. Le sillon spermatique est profond, étroit, rectiligne du pédoncule à l'apex et de direction axiale. Il est bordé d'une zone lisse, peu étendue, puis de deux à trois rangs de cellules polygonales, et enfin d'une rangée de grandes cellules. Les deux auricules, bien développées, à orientation transversale, sont légèrement recourbées vers la face postérieure. Une crête saillante, formée par l'articulation de deux rangées d'alvéoles, borde latéralement la face antérieure.

— Face postérieure : Elle est entièrement celluleuse. L'extrémité distale, bifide sur environ 2 mm, présente deux lobes renflés, recouverts de cellules de taille décroissante vers l'apex, et marqués d'une petite strie en creux dans l'axe de chacun d'eux. La commissure médiane postérieure est bordée de deux lèvres saillantes et soulignée par un renflement peu accusé. A sa base, on compte de six à sept collerettes.

— Face latérale : Sauf à l'extrémité, l'ornementation ne comprend que des cellules allongées, bordées de replis saillants, formant des collerettes légèrement festonnées. Le raccordement des systèmes cellulaires antérieur et postérieur est marqué par deux lignes obliques très nettes, la supérieure partant de l'auricule.

d) Apex :

L'apex est formé par deux dômes peu saillants, parallèles, allongés et inclinés d'avant en arrière; ils sont séparés par un sillon large, rectiligne, et sont ornés de quelques légères rugosités. La face apicale a une forme quadrangulaire, de 2,7 × 2,5 mm, à bord antérieur rectiligne; elle est limitée par un bourrelet périphérique peu marqué qui s'épaissit, à l'avant et à l'arrière, en lèvres symétriques.

Source : MNHN, Paris

Pl. VIII : Hémipénis de *Chalarodon madagascariensis*.

Source : MNHN, Paris

Biométrie (fig. 10 et 11).

Nous avons séparé, pour cette espèce, les mâles et les femelles.

Équations des droites de régression et coefficients de corrélation :

— mâles ..... $L' = 1{,}519\ L + 14{,}94$ / $L = 0{,}617\ L' - 5{,}46$ } 0,97.

— femelles ..... $L' = 1{,}313\ L + 23{,}29$ / $L = 0{,}685\ L' - 10{,}81$ } 0,95.

— mâles + femelles ..... $L' = 1{,}499\ L + 14{,}98$ / $L = 0{,}622\ L' - 5{,}61$ } 0,97.

Mensurations extrêmes (mm) :

— minimales : 79 (51);

— maximales : mâle : 223 (143); femelle : 185 (109).

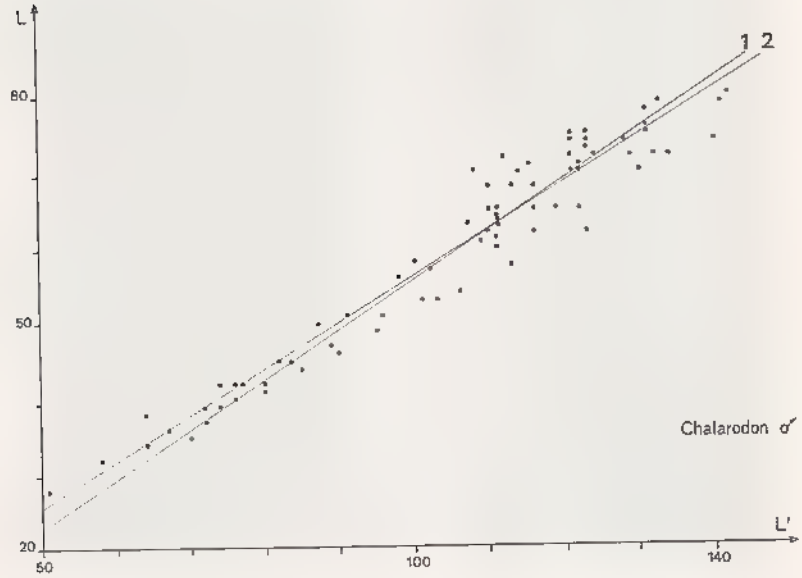


Fig. 10 : Relation entre la longueur du corps (L) et de la queue (L') chez *Chalarodon madagascariensis* mâle.

Droites de régression : 1) $L' = 1{,}519\ L + 14{,}94$; 2) $L = 0{,}617\ L' - 5{,}46$.

Source : MNHN, Paris

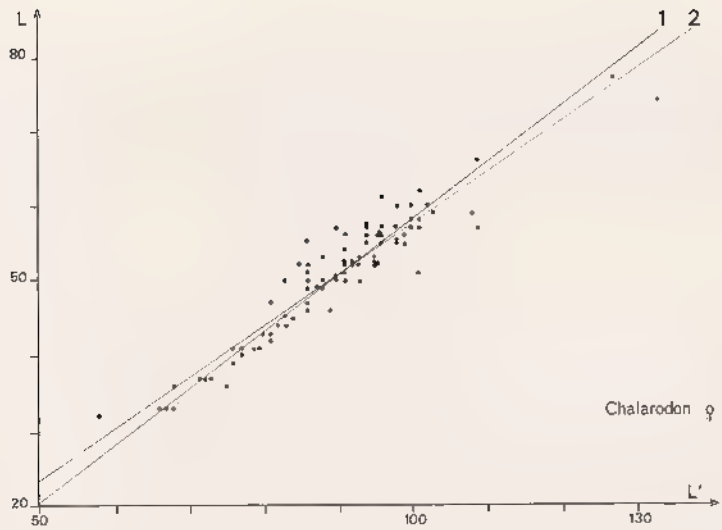


Fig. 11 : Relation entre la longueur du corps (L) et de la queue (L') chez *Chalarodon madagascariensis* femelle.
Droites de régression : 1) L' = 1,313 L + 23,29; 2) L = 0,685 L' — 10,81.

Répartition.

La carte de distribution de cette espèce a été figurée *in* C.P. Blanc, 1969 *a* : 295, fig. 1. Il convient d'y ajouter les deux seuls compléments suivants :

— localité d'Antsepoka, signalée par F. Angel, 1942, qui est située sur la côte occidentale entre Tuléar et Morombe, au cœur de l'aire de répartition;

— une observation (F. Blanc, avril 1971) au pied oriental du massif de l'Isalo, près du village de Tameantsoa, à l'intérêt de se placer sur la limite de l'aire de répartition que nous avions déduite par intrapolation.

Écologie.

Il nous suffira de rappeler ici les conclusions de notre précédente étude (C.P. Blanc, 1969 *a*) :

a) Climat.

Chalarodon est localisé dans la région de Madagascar ayant la plus forte insolation et la plus faible pluviométrie. Ces deux facteurs climatiques nous ont paru les plus importants. Le climat est chaud, subaride à aride; les températures maximales parmi les plus élevées de l'île. C'est un Lézard xérophile et héliophile qui vit en plein soleil.

b) Végétation.

La végétation caractéristique est le « bush » xérophile sur terrains meubles, assez clairsemée pour ménager au sol l'ensoleillement nécessaire.

Source : MNHN, Paris

c) Abris.

Chalarodon est inféodé aux milieux sablonneux où il creuse ses terriers.

Ces Lézards sont abondants sur les dunes côtières de sables récents (sables blancs) ou quaternaires (sables roux).

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

1. — Mœurs

Les Iguanidés malgaches sont diurnes. Ils s'abritent, durant la nuit et les jours de pluie, dans des refuges, soit naturels : fissures de rochers ou cavités dans les arbres pour les Oplures, soit aménagés par eux : terriers de *Chalarodon madagascariensis* (C.P. Blanc, 1969 *a*). Leur période d'activité varie au cours de la journée et des saisons.

— Au cours d'une journée :

• En saison chaude, dès le lever du soleil, ou peu après, ces lézards exposent leur dos aux rayons (« basking »). Leur teinte, en général, tend à s'éclaircir. La période de plus grande activité commence : nutrition, défense du territoire, reproduction, avec des modalités variables selon le sexe et la position sociale. Puis, la température s'élevant, les rochers ou le sable deviennent brûlants et les lézards se concentrent peu à peu à proximité des zones d'ombre. Au cours de l'après-midi et jusqu'au coucher du soleil, seuls quelques individus manifestent une activité modérée.

• En saison fraîche, aux heures ensoleillées, des Iguanidés sont visibles en nombre variable. Nous avons noté la présence, le 1-IX-1964, près d'Ambalamanakana (p.K [point kilométrique] 293,5), à 1 800 m d'altitude, d'*O. quadrimaculatus* peu actifs sur des rochers : le ciel était couvert, avec quelques éclaircies, le vent froid et modéré, la température sur le rocher, à 1 m du sol, de 19° C.

— Au cours de l'année :

• Durant la longue période de sécheresse qui caractérise l'Ouest et le Sud de Madagascar, l'activité biologique générale est faible. La quantité de nourriture disponible pour les Lézards est limitée.

• Aux premières pluies annuelles succède une explosion de vie, tant végétale qu'animale (Insectes et autres Invertébrés). L'activité est alors intense; c'est l'époque de la reproduction. La saison des pluies dure, en moyenne, de décembre à mars. Elle est d'autant plus courte et apporte des pluies d'autant plus faibles, et surtout plus irrégulières, que l'on va vers le Sud (J. Têtefort et D. Wintrebert, 1966, ont même signalé quelques inversions pluviométriques des saisons).

Source : MNHN, Paris

2. — Nutrition

Les Iguanidés de Madagascar sont insectivores. Nous avons rapporté (C.P. Blanc 1969 *a* : 310) les contenus stomacaux de quelques individus de *Chalarodon madagascariensis* : Hémiptères et Coléoptères divers, Sauterelles, Fourmis, Mouches, asticots, et décrit les modes de capture de leurs proies. Les Chalarodons qui peuvent atteindre localement des densités considérables, jouent un rôle biologique important dans les écosystèmes sur sols sablonneux, car cette espèce compte les effectifs les plus nombreux parmi les Lézards sabulicoles. Il en est de même pour les Oplures rupicoles sur les surfaces rocheuses isolées où ils pullulent littéralement.

Nous traiterons spécialement, dans la seconde partie de ce travail, des compétitions interspécifiques entre les différentes espèces sympatriques d'Iguanidés. Nous indiquerons ici, quelques exemples de compétition alimentaires entre lézards insectivores : *Mabuya gravenhorsti* et *M. aureopunctata* (Scincidés) qui chassent surtout à terre, entrent principalement en compétition avec *Chalarodon*. *Zonosaurus quadrilineatus* et *Z. trilineatus* (Gerrhosauridés), de grande taille, se cantonnent aux zones d'ombre, auprès des buissons sous lesquels ils fouillent parmi les feuilles mortes, alors que les Iguanidés sont héliophiles. Il en est de même pour *Tracheloptychus madagascariensis* et *T. petersi* (Gerrhosauridés) qui ont des mœurs très voisines des Zonosaures.

Les Caméléons, exploitent de préférence les frondaisons, alors que les Oplures arboricoles se cantonnent généralement sur les troncs et les plus grosses branches ; les Brookésies (*Brookesia stumpffi*) se limitent principalement aux litières sous forêts assez épaisses et n'entrent guère en concurrence. Les Gekkonidés sont représentés par une grande variété d'espèces différant par la taille et les mœurs. Nombre d'entre eux (genre *Phyllodactylus*, *Geckolepis*, *Hemidactylus*) sont nocturnes et n'entrent ni en compétition alimentaire ni pour l'habitat constitué par des crevasses ou des fissures sous de vieilles écorces épaisses. Les autres, diurnes, ont des tailles variant de quelques centimètres (*Phelsuma dubium*, Lygodactyles) à 10 ou 15 cm (*Phelsuma standingi*, *Blaesodactylus boivini*) ; pourvus de lamelles sous-digitales adhésives, ces Lézards exploitent, notamment les arbres à écorces lisses. Les Scincidés à membres réduits ou nuls, (*Scelotes*, *Grandidierina*,...) nettement fouisseurs, utilisent la faune du sol et n'entrent pas directement en compétition avec *Chalarodon*.

3. — Reproduction

3-1 : Territorialité.

L'époque de la reproduction est marquée par des modifications de la structure sociale. Nous avons apporté (C.P. Blanc et C.C. Carpenter, 1969) des précisions sur la transformation du domaine vital de *Chalarodon madagascariensis* en territoire, l'acquisition d'une parure nuptiale chez les mâles dominants et décrit leur incessante activité de surveillance qui se manifeste par des mouvements de parade et des combats.

Chez les Oplures, nos observations sont moins avancées : une coloration nuptiale n'apparaît nettement que chez *O. saxicola* (p. 55) alors qu'elle est très discrète,

Source : MNHN, Paris

ou inexistante, dans les autres espèces. Les mouvements de parade, caractéristiques de chaque espèce, sont décrits (p. 42). Les combats très spectaculaires de *Chalarodon*, chez lequel nous avons analysé les doubles-sauts retournés, n'ont pas été observés chez les Oplures. Les espèces rupicoles sociales comme *O. saxicola* et *O. grandidieri* paraissent avoir une territorialité plus estompée, ce qui leur permet d'atteindre des densités élevées sur les surfaces limitées dont elles disposent.

3-2 : Accouplement.

L'accouplement a été décrit chez *Chalarodon madagascariensis* (voir C.P. Blanc, 1969 *c*). Rappelons qu'il commence par une poursuite d'abord rectiligne, puis en spirale de plus en plus fermée, jusqu'au moment où le mâle saisit la femelle au niveau de l'épaule. La pariade dure environ cinq secondes puis les deux partenaires se séparent et restent quelques instants immobiles.

L'accouplement des Oplures est difficile à étudier. Près de Beraketa, à plusieurs reprises, un mâle d'*O. saxicola* poursuivant une femelle a saisi entre ses mâchoires la base déprimée de sa queue, sans que la pariade ait eu lieu. Nous avons observé près de Soavala (9-XI-1971) l'accouplement d'*O. quadrimaculatus* : après une poursuite entrecoupée d'arrêts, sur une dalle rocheuse, le mâle saisit brusquement la femelle au défaut de l'épaule (fig. 12) et, la maintenant à l'aide de sa patte antérieure, glisse son cloaque sous le sien. Là encore, l'accouplement ne dure que quelques secondes.

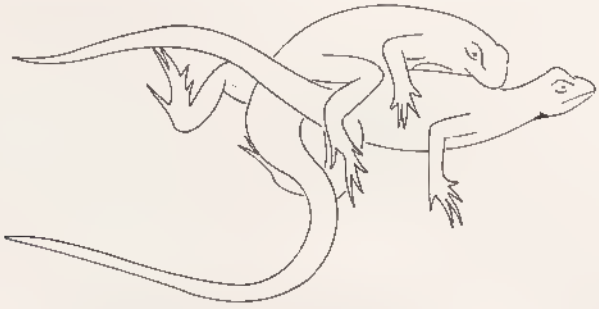


Fig. 12 : Posture d'accouplement chez *Oplurus quadrimaculatus* (d'après une diapositive, à Soavala, le 9-XI-1971).

3-3 : Ponte.

Les Iguanidés malgaches sont ovipares. Leurs œufs ellipsoïdaux ont une coque souple parcheminée. Ils sont pondus au début de la saison des pluies.

Nous rappellerons les principales conclusions d'une étude détaillée (C.P. Blanc, 1969 *c*) relative à *Chalarodon*. La période de ponte, correspond à la saison humide et chaude : décembre à mars. Il n'existe qu'un cycle annuel de ponte. Un seul ovocyte est pondu à la fois par chaque ovaire. Comme il y a un synchronisme approximatif entre les deux ovaires, la ponte est généralement constituée de deux œufs. La taille d'un œuf est, en moyenne, de 14 à 15 mm dans son grand axe et 7 mm pour le petit axe, ce qui correspond à un volume considérable pour une femelle dont le corps ne mesure parfois que 5 cm. Le fonctionnement particulier de l'ovaire permet d'orienter

Source : MNHN, Paris

l'effort physiologique de la femelle vers les deux seuls ovocytes en phase de grand accroissement; en outre, il favorise l'espacement des pontes.

Chez les Oplures, les œufs sont relativement moins volumineux mais les pontes comptent souvent de quatre à six œufs.

Les œufs de *Chalarodon* et d'*O. cyclurus* sont déposés dans le sable. *O. quadrimaculatus* pond dans des fissures assez larges pour qu'un peu de terre s'y soit accumulée.

A la ponte, les œufs présentent déjà une cicatricule très nette colorée en rose par les îlots sanguins. Le développement embryonnaire est rapide. Les premières éclosions ont lieu en janvier pour *Chalarodon madagascariensis*. Nous avons récolté un très jeune *O. grandidieri* le 14-11-1965, près d'Ambalavao (pK 385). Le maximum d'éclosions se situe, selon les années, en mars-avril.

4. — Développement post-embryonnaire

Seul *Chalarodon madagascariensis* a fait l'objet d'une étude portant sur un total de 531 individus capturés dans les environs de Tuléar, à trois reprises : mi-septembre, fin décembre, mi-avril. Nous compléterons par des comparaisons plus disparates chez les Oplures.

4-1 : Sex-ratio.

L'échantillon de 531 Chalarodons, était constitué de 256 mâles et 275 femelles, le sexe ayant été déterminé d'après la présence ou l'absence de plaques post-cloacales élargies (voir p. 62). Le sex-ratio, égal à 48 : 52, est donc très proche de l'égalité numérique des sexes. Notons qu'environ 1 % des femelles (C.P. Blanc, 1969 *b*) possèdent des écailles post-cloacales, ce qui réduit à moins 2 % l'écart entre le nombre des mâles et des femelles.

En ce qui concerne *Oplurus*, nous avons, sur un lot de 96 *O. quadrimaculatus*, vérifié par dissection le sexe de 61 d'entre eux pris au hasard : 30 mâles, 31 femelles, soit un sex-ratio de 49 : 51.

4-2 : Croissance linéaire (fig. 13 et 14).

Après anesthésie par le froid, la longueur du corps des 531 Chalarodons a été mesurée au demi-millimètre près. Ces mensurations, groupées par classes de 2 mm, sont rassemblées dans le tableau 4.

Nous avons estimé (C.P. Blanc, 1969 *c*), en appliquant à ces données la méthode des quartiles, la rapidité de croissance de *Chalarodon*. Si d_1, d_2, d_3 représentent l'accroissement de taille pour les premier, deuxième et troisième quartiles entre les mois de septembre et de décembre pour lesquels nous avons le plus de données, nous obtenons les valeurs suivantes (tableau 5).

Source : MNHN, Paris

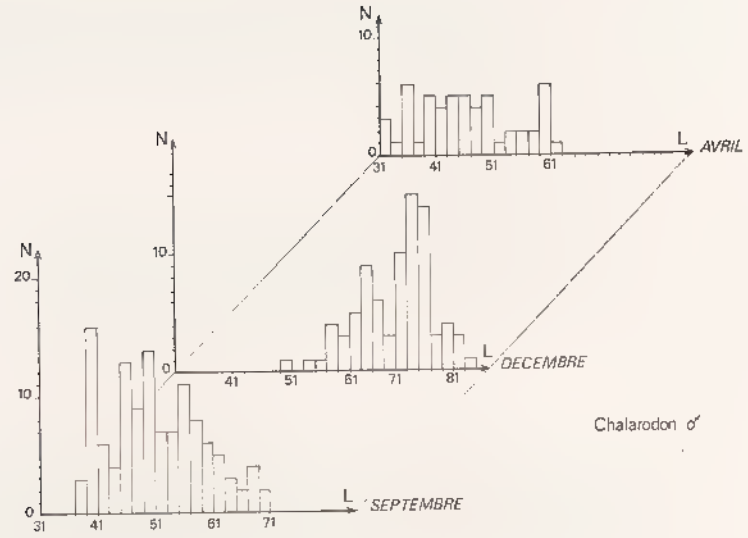


Fig. 13 : Structure des populations chez *Chalarodon madagascariensis* mâle. Nombre (N) d'individus par classe de 2 mm de longueur du corps (L).

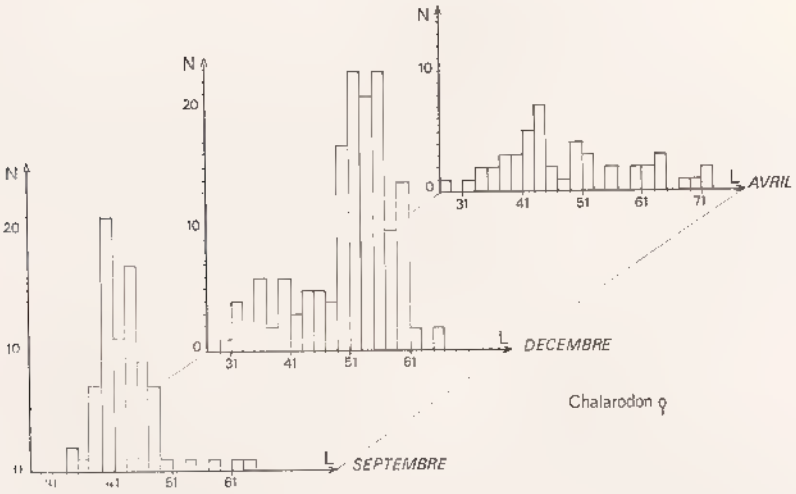


Fig. 14 : Structure des populations chez *Chalarodon madagascariensis* femelle. Nombre (N) d'individus par classe de 2 mm de longueur du corps (L).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4 : Structure d'une population de *Chalarodon madagascariensis* en septembre, décembre 1963 et avril 1964.

Longueur du corps (mm)	MALES			FEMELLES		
	septembre	décembre	avril	septembre	décembre	avril
28	.	.	0	0	0	1
30	.	.	.	0	1	0
32	0	0	3	0	4	1
34	0	0	1	2	0	2
36	0	0	6	1	6	2
38	3	0	1	7	2	3
40	16	0	5	21	6	3
42	6	0	4	11	3	5
44	4	0	5	17	5	7
46	13	0	5	9	5	2
48	9	0	4	7	4	1
50	14	1	5	1	17	4
52	7	0	1	0	23	3
54	7	1	2	1	21	0
56	11	1	2	0	23	2
58	8	4	2	1	10	0
60	6	3	6	0	14	2
62	5	5	1	1	2	2
64	3	9	0	1	0	3
66	2	6	0	0	2	0
68	4	3	0	0	0	1
70	2	10	0	0	0	1
72	0	15	0	0	0	2
74	0	14	0			
76	0	3	0			
78	0	4	0			
80	0	3	0			
82	0	1	0			

TABLEAU 5. — Accroissement de la taille corporelle chez *Chalarodon madagascariensis*.

d (mm)	Mâles	Femelles
d_1	19,17	11,99
d_2	19,85	12,76
d_3	16,77	11,75
d moyen	18,63	12,04

Il en résulte que l'accroissement de taille des mâles est plus élevé que celui des femelles (18 mm contre 12 mm en trois mois et demi), et que la taille adulte est obtenue approximativement au bout d'un an, l'accroissement pendant la saison hivernale n'étant que de 10 mm environ.

Source : MNHN, Paris

4-3 : Croissance pondérale.

Le tableau 6 regroupe les poids des Iguanidés utilisés pour nos manipulations, après un jeûne suffisant pour que le tube digestif soit vide. Les variations individuelles sont dues à l'état physiologique des animaux, en particulier au développement des corps rétro-pubiens, et au stade de développement des organes reproducteurs chez les adultes. Pour éviter de surcharger le graphique correspondant (figure 15), les sexes n'ont été séparés que chez *O. c. cuvieri* et *O. quadrimaculatus* pour lesquels nous avions assez de données.

Nous remarquons que :

a) L'accroissement pondéral est sensiblement le même dans les deux sexes;

b) Les points obtenus en portant les poids en fonction de la taille corporelle s'alignent, pour les différentes espèces, sur une courbe de forme exponentielle.

Ces résultats sont analogues à ceux obtenus, par exemple, chez *Chamaeleo lateralis* (F. Blanc, 1970 : 341, fig. 17).

Tableau 6 : Poids P (g) en fonction des mensurations (mm) du corps (L) et de la queue (L') chez les Iguanidés malgaches.

Espèce	N° de référence	Sexe	L	L'	P	Observations
O. cyclurus	45	♂	102	—	40,02	
	49	♀	93	—	34,18	2 + 2 œufs *in utero*
	69	♀	97	80+	36,97	
	92	♀	87	109	22,53	
	100	♂	119	—	50,86	
	103	♀	77	98	11,33	
	104	♀	106	—	27,00	
O. c. cuvieri	28	♂	150	190	123,4	
	30	♂	140	—	107,8	
	31	♂	145	171	113,77	
	32	♂	130	206	67,73	
	33	♀	130	—	65,40	
	34	♂	134	191	74,02	
	54	♀	123	—	59,92	2 + 2 ovocytes (1 cm)
	61	♂	129	171	66,62	
	80	♀	113	166	39,45	ovocytes (1,6 mm)
	81	♂	112	156	40,54	
	83	♂	135	—	88	
	84	♂	134	182	91	
	85	♂	131	—	82,23	
	86	♂	147	—	115,37	
	87	♀	115	172	49,38	ovocytes (2,5 mm)
	88	♀	63	99	8,08	
	95	♀	50	82	3,53	
	96	♀	59	84	6,63	
	105	♀	69	99	11,37	

Source : MNHN, Paris

Tableau 6 (suite)

Espèce	N° de référence	Sexe	L	L'	P	Observations
O. quadrimaculatus	40	♂	124	204	58,68	
	41	♂	115	201	53,85	
	42	♂	123	—	60,86	
	43	♂	122	—	51,60	
	50	♀	120	200	55,08	ovocytes (2 mm)
	52	♀	114	210	45,00	
	53	♂	115	—	49,70	
	56	♀	107	185	31,20	2 + 2 ovocytes (2 mm)
	60	♂	103	152	29,20	
	62	♂	124	196	68,70	
	63	♂	133	237	84,07	
	64	♂	122	222	68,92	
	82	♀	121	202	45,70	ovocytes (2 mm)
	91	♂	90	141	21,03	
	102	♂	126	227	53,17	
	106	♀	104	192	29,12	ovocytes (2 mm)
	109	♀	107	186	33	
O. fierinensis	44	♂	98	—	26,05	
	48	♀	91	—	19,04	2 + 1 œufs *in utero*
	55	♀	82	155	17,97	1 + 1 œufs *in utero*
	73	♀	79	121	13,21	ovocytes (2 mm)
	93	♀	83	165	18,11	
	167	♂	76	161	13,03	
O. grandidieri	12	♀	85	114	21,18	1 + 1 œufs *in utero*
	14	♂	110	202	38,85	
	59	♀	96	156	18,57	1 + 1 ovocytes (6 mm)
	70	♀	94	172	24,35	
	75	—	41	—	1,80	
	76	♂	107	146	33,50	
	79	♀	96	140	22,55	ovocytes (2-3 mm)
	101	♀	93	—	18,98	
	107	♀	95	—	16,56	2 + 3 ovocytes (2 mm)
	108	♂	110	—	33,30	
O. saxicola	15	♀	88	157	16,56	2 + 2 ovocytes (14 mm)
	16	♀	92	135	17,79	1 + 1 ovocyte (6 mm)
	17	♀	93	163	21,80	1 + 1 œufs (1,8 cm)
	19	♂	103	149+	26,81	
	68	♂	101	123	32,43	
Chalarodon madagascariensis	71	♀	55	—	4,30	
	72	♂	70	116	9,16	
	74	♂	72	131	10,00	
	—	—	31	—	1,33	
	—	—	28	—	1,08	
	—	—	28	—	1,16	
	77	♀	60	—	4,61	1 + 1 œufs (8 mm)
	78	♂	69	115	9,25	

Source : MNHN, Paris

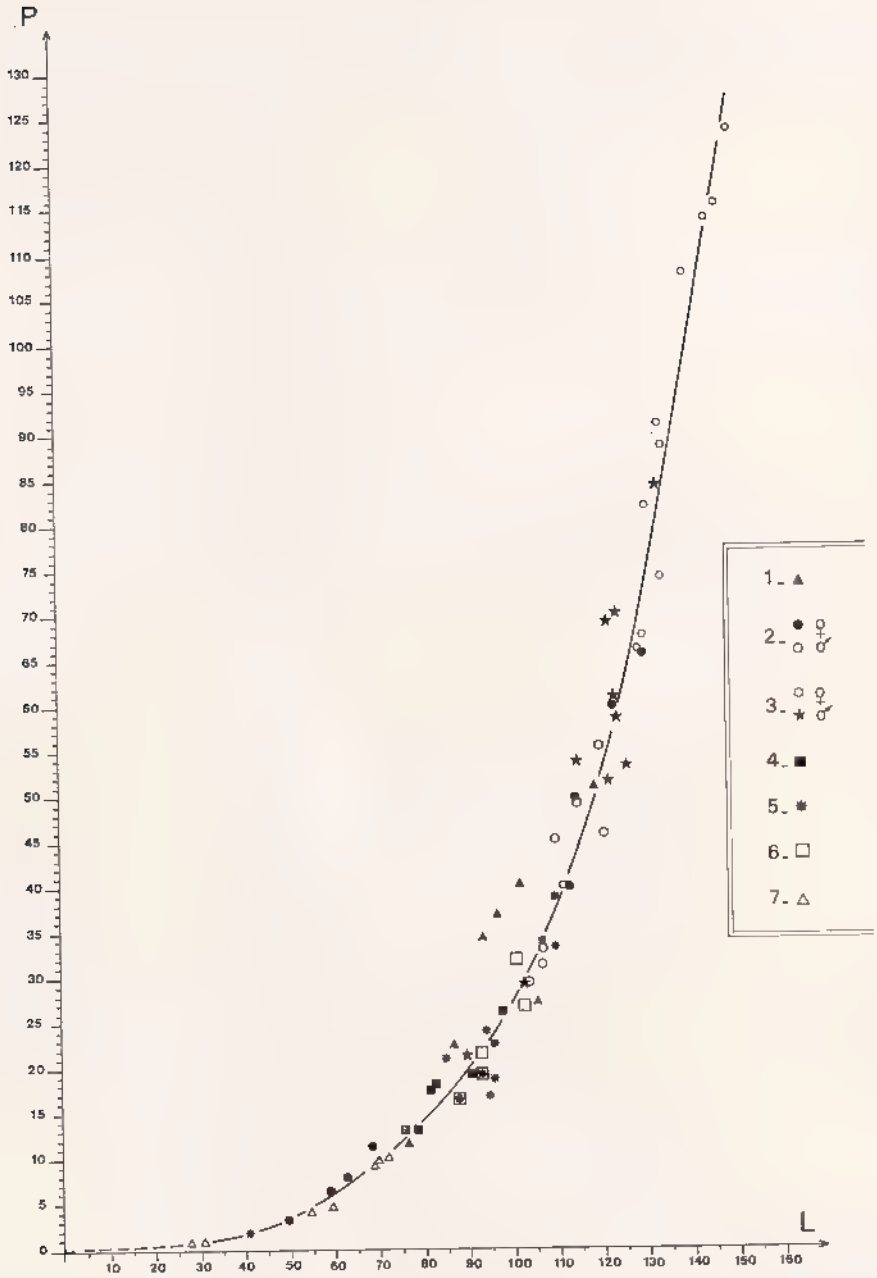


Fig. 15 : Croissance pondérale des Iguanidés malgaches. Poids (P), en grammes, en fonction de la longueur du corps (L), en millimètres.

Légende : 1. *O. cyclurus*; 2 : *O. c. cuvieri*; 3 : *O. quadrimaculatus*; 4 : *O. fierinensis*; 5 : *O. grandidieri*; 6 : *O. saxicola*; 7 : *Ch. madagascariensis*.

Source : MNHN, Paris

5. Prédateurs

Les prédateurs les plus importants des Iguanidés semblent être les Serpents et les Rapaces diurnes. Nous avons indiqué les espèces prédatrices les plus communes de *Chalarodon madagascariensis* (C.P. Blanc, 1969 *c* : 19); le film (réf. 56) montre les principales étapes de la mise à mort et de la déglutition d'un Chalarodon par un *Mimophis mahafalensis*. Malgré sa petite taille, ce Serpent est capable d'avaler les plus gros spécimens mâles de *Chalarodon*.

6. — Parasites

6-1 : Parasites externes.

— *Chalarodon :* La présence de parasites externes est exceptionnelle chez *Chalarodon madagascariensis :* une seule récolte, à Sakaraha, le 5-IV-1964, de quatre exemplaires d'une espèce nouvelle du genre *Schoengastia*, référence RML 46212 (comm. pers., C.E. Yunker, 19-V-1966).

— *Oplurus:* La présence de petits Acariens rouges de la famille des *Pterygosomidae* est relativement fréquente sur divers Oplures, notamment *O. quadrimaculatus*. Ces parasites se fixent généralement entre les écailles coniques sur les côtés du cou, ou en arrière de l'insertion des membres. En outre, nous avons récolté des Tiques, soit implantées soit dans les refuges des Oplures suivants : *O. quadrimaculatus*, *O. fierinensis* et *O. grandidieri*, de l'espèce *Argas (Secretargas) hoogstraali* Morel et Vassiliades, 1965, (Argasidae) (H. Hoogstral, G. Uilenberg et C.P. Blanc, 1967). Il serait intéressant de vérifier si cette espèce parasite également *O. saxicola*, le quatrième Oplure rupicole ainsi que les Oplures arboricoles. Notons qu'*Argas (S.) hoogstraali* vit dans le Sud de Madagascar où nous l'avons récolté à Ihosy (30-VIII-1964 et III-1965), Tuléar (VII-1963), Tsihombe - Antanimora (29-VIII-1964) et Bekily (III-1965).

Signalons, toutefois, qu'une autre espèce du même sous-genre, *A. (S.) echinops* Hoogstraal, Uilenberg, Blanc, 1967, fut récoltée dans la même région sur *Echinops telfairi* (Insectivores). Donc, même si *A. (S.) hoogstraali* ne parasitait pas les Oplures arboricoles ni *Chalarodon*, il pourrait s'agir non d'un manque d'affinités biochimiques, mais d'une raison purement écologique : ces Tiques vivent sous des pierres dans une mince couche de fins débris minéraux et organiques secs où elles font preuve d'une grande résistance à la sécheresse.

6-2 : Parasites internes.

G. Caballero R. (1968) a étudié les Nématodes du tractus digestif des Iguanidés malgaches : nous rapporterons ici la liste des onze formes parasites, dont sept nouvelles pour la science, et de leurs hôtes :

Oxyuridae :

Pharyngodon : Ph. dimorpha Chab. et Bryg., 1962, chez *Chalarodon madagascariensis*, *O. cyclurus*, *O.c. cuvieri*, *O. fierinensis*.

Source : MNHN, Paris

Thelandros : Th. meridionalis Chab. et Bryg., 1962, chez *O.c. cuvieri* et *O. saxicola.* — *Th. blanchardi*, chez *O. quadrimaculatus.* — *Th. chabaudi*, chez *O. quadrimaculatus.*

Heterakidae :

Spinicauda (Moaciria) : S. (M.) freitasia Chab. et Bryg., 1960, chez *O. quadrimaculatus* et *O. fierinensis.*

Strongyluris : S. winteri, chez *O. grandidieri.* — *S. skrjabini*, chez *O. grandidieri* et *O. saxicola.*

Physalopteridae :

Physalopteroides : P. dollfusi, chez *O. c. cuvieri.*

Abbreviata : A. brygooi, chez *O. quadrimaculatus.* — *A. legendrei*, chez *O. quadrimaculatus*, *O. cyclurus*, *O. c. cuvieri.*

Onchocercidae :

Madathamugadia : M. opluri Chab., And. et Bryg., 1959, chez *O. c. cuvieri.*

Les principales conclusions d'intérêt biogéographique de cet auteur sont les suivantes :

— importante spécificité parasitaire chez les Iguanes malgaches;

— endémicité au niveau spécifique, sauf pour la Filaire qui l'est à l'échelle générique;

— affinités variées de cette faune avec les continents voisins, y compris l'Amérique du Sud, paraissant un peu plus importantes avec la région australienne;

— pas d'anomalies de composition par rapport aux Reptiles d'autres régions du monde.

Concernant les relations interspécifiques, G. Caballero R. *(loc. cit.)* note que cette faune de Nématodes est, au niveau générique, « très comparable à celle des Iguanes insectivores américains » (p. 63), mais pose un problème intéressant chez *O. quadrimaculatus :* cette espèce est parasitée par deux Oxyures qui ne se retrouvent pas chez les autres Oplures et dont un au moins a des affinités nettes avec un Oxyure de Tortue herbivore. Ces divergences ne nous paraissent pas explicables par des différences de régime alimentaire. L'Oxyure *Pharygodon dimorpha* qui parasite les deux genres malgaches « s'égare parfois chez des Caméléons » (p. 24).

7. — Statut biologique des Iguanidés malgaches

A Madagascar, chaque année, au cours de la saison sèche, des superficies considérables sont la proie des flammes, conséquences des méthodes agriculturales et pastorales traditionnelles. Les savanes, pour la plupart secondaires, sont brûlées et les forêts souvent reculent. Nous devons considérer l'impact de cette dégradation de la végération primitive sur la survie des Iguanidés malgaches.

Chalarodon : Nous avons indiqué (C.P. Blanc, 1969 *a*), que la régression de la végétation primitive dans l'aire de répartition de *Chalarodon madagascariensis* ne mettait pas en danger, dans un avenir proche, la survie de cette espèce. En effet, adaptée à une vie sabulicole, héliophile et xérophile, elle ne semble pas actuellement

Source : MNHN, Paris

souffrir du processus d'assèchement du Sud malgache, tout au moins tant que la végétation reste suffisante pour assurer son alimentation en Insectes et stabiliser le sol.

Oplures : Les mêmes considérations s'appliquent aux Oplures rupicoles. En général, les surfaces rocheuses sont un obstacle au passage des feux et ces Lézards n'en souffrent pas directement. Mais la végétation proche, entièrement anéantie dans les zones herbeuses, ne permet plus le ravitaillement en insectes.

Les Oplures arboricoles sont en grande partie tributaires d'arbres assez âgés pour offrir des cavités servant de refuges. En maints endroits, l'habitat paraît être le facteur limitant de la densité des populations : chaque cavité de taille convenable est occupée par un Oplure. Dans ces conditions, toute réduction de la forêt tropophile occidentale entraînera une diminution des effectifs, bien que la mutilation des arbres par les feux puisse, dans certains cas et de façon très temporaire, provoquer la formation de nouveaux refuges.

Source : MNHN, Paris

Seconde Partie

RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

Alors que la première partie a été consacrée à la présentation des différentes espèces d'Iguanidés malgaches, la seconde est destinée à l'étude de leurs relations. Dans la littérature nous n'avons trouvé que les deux mentions suivantes qui concernent les affinités d'*O. grandidieri* : F. Mocquard (1900) la rapproche d'*O. fierinensis* tandis que F. Angel (1942 : 86) écrit : « Les affinités de cette espèce avec *Hopl. saxicola* sont très grandes. »

Pour cela, nous discuterons les données rassemblées sur la morphologie (colorations, mensurations, hémipénis) ainsi que sur l'écologie. Nous compléterons ces résultats par des considérations de morphologie externe (écaillure), d'anatomie (ostéologie crânienne), d'éthologie (mouvements de parade), de caryologie et de biochimie (protéines sériques, lactico-deshydrogénase et immunologie). Nous nous proposons de dégager de l'analyse de chacun de ces termes les affinités interspécifiques dans une perspective phylogénétique (l'absence de fossiles ne permettra pas d'en connaître la chronologie), et d'apprécier les relations de parenté entre les deux genres malgaches, *Oplurus* et *Chalarodon*. S'ils s'avéraient suffisamment proches, nous pourrions établir les caractéristiques de leur éventuel ancêtre commun dont l'intérêt zoogéographique serait notoire.

A - MORPHOLOGIE

I. — Écaillure et coloration

Après avoir indiqué quelques particularités de la pholidose des différentes espèces d'Iguanidés malgaches, nous discuterons de l'intérêt de leurs colorations, décrites dans la première partie. Nous en déduirons, d'après leur degré de probabilité, les éléments essentiels du pattern fondamental et nous chercherons les voies adaptatives selon lesquelles s'est opérée sa différentiation ainsi que les affinités interspécifiques qu'elle révèle.

I-1 : *Ecaillure.*

Les synopsis systématiques font principalement appel à des considérations sur l'écaillure, à cause de son abord très aisé au déterminateur. Malheureusement, les

Source : MNHN, Paris

Iguanidés malgaches ne présentent guère d'écailles remarquables par leurs dimensions ou par leur forme. Nos moyens d'investigation ne nous ont permis qu'une étude comparative de morphologie macroscopique sommaire.

1° Écaille pariétale (fig. 16 et 17) : On notera l'existence, chez tous les Iguanidés malgaches, d'une écaille pariétale nettement agrandie, recouvrant l'orifice pariétal qui est toujours situé sur la suture rectiligne frontopariétale et échancre plus large-

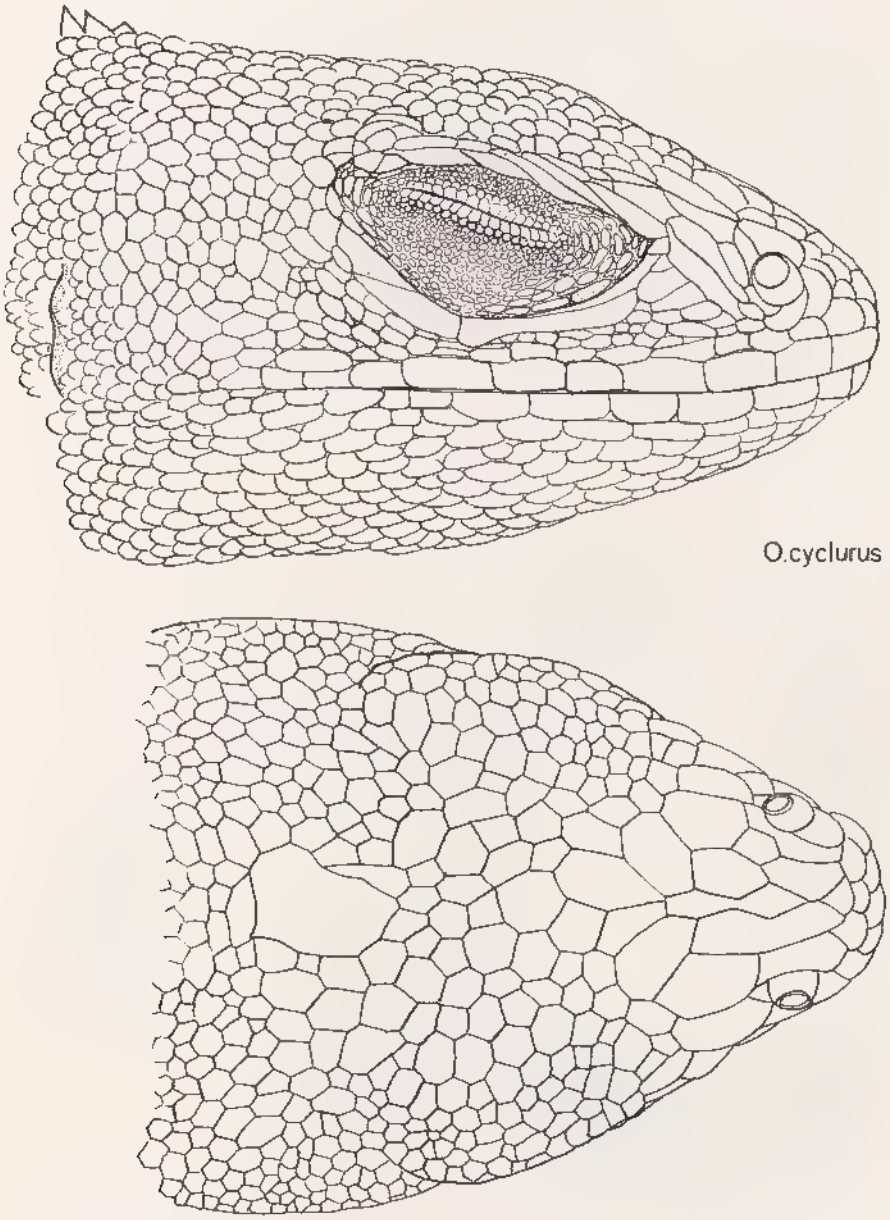


Fig. 16 : Ecaillure céphalique, en vue latérale et apicale, d'*Oplurus cyclurus* (49-63 IG).

Source : MNHN, Paris

ment le pariétal que le frontal. Un œil pariétal, bien visible, marque le centre de cette écaille. En général noire chez le jeune, sa coloration tend à s'estomper chez l'adulte.

2° Crête dorsale : Nous avons signalé un dimorphisme sexuel net de la hauteur de la crête dorsale chez *Chalarodon*. Cependant, cette crête d'écailles coniques n'est jamais très développée, même chez les mâles (C.P. Blanc, 1969 *b*, fig. 1 *a*, *b*). Dans les deux sexes, elle est continue de la nuque jusque sur la base de la queue.

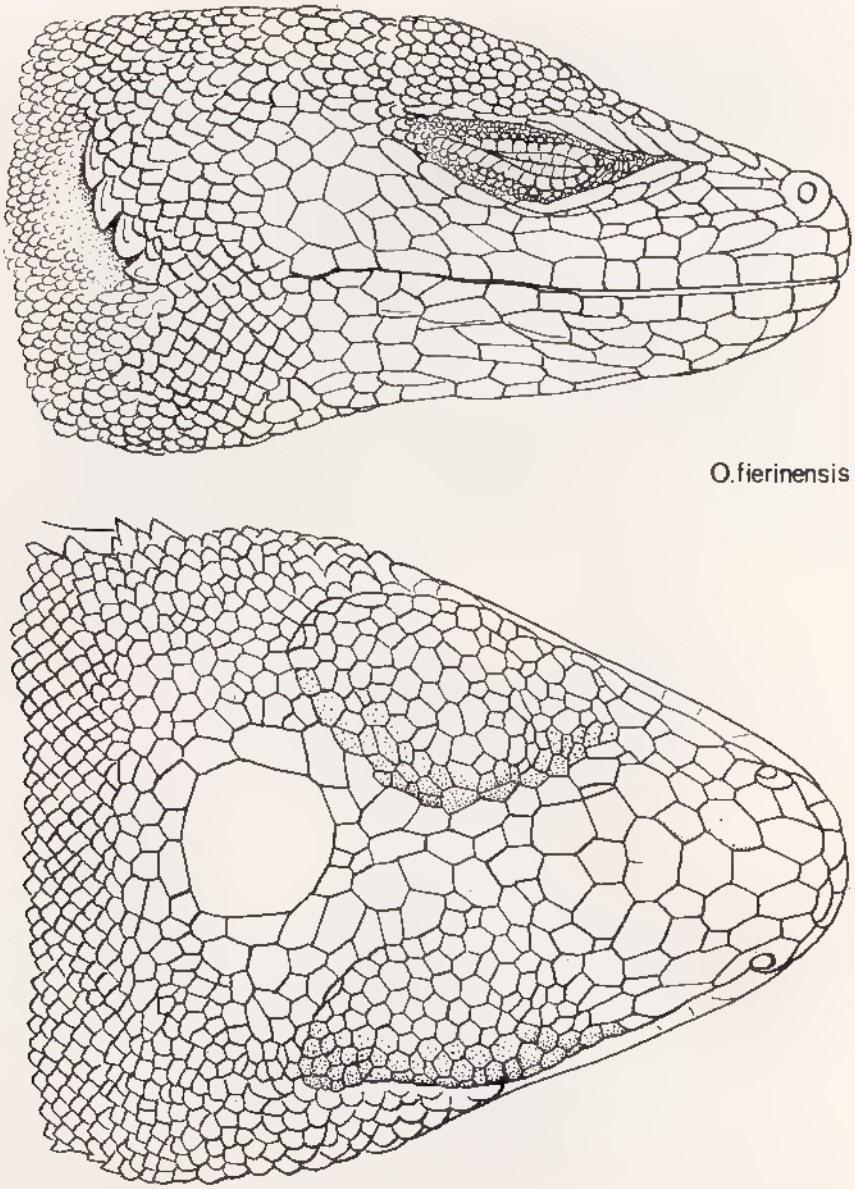


Fig. 17 : Ecaillure céphalique, en vue latérale et apicale, d'*Oplurus fierinensis* (206-64 IG).

Source : MNHN, Paris

Les Oplures arboricoles, seuls, présentent une courte crête nuchale que l'on pourrait considérer comme le reliquat d'une crête dorsale. On note également un dimorphisme sexuel : les écaille nuchales d'*Oplurus cyclurus*, au nombre de six à dix — en moyenne neuf — ont, chez la femelle, l'aspect de granules arrondis, alors que chez le mâle, elles sont plus hautes et coniques; il en est de même chez *O.c. cuvieri* qui a de trois à huit écailles nuchales avec une moyenne de cinq.

3° Écailles caudales : Elles sont toujours disposées en verticilles successifs, sauf dans la partie basale déprimée. Ces verticilles sont de taille égale, à raison de deux par vertèbre, chez les Oplures rupicoles (radiographie). Chez les Oplures arboricoles, les écailles caudales subissent une accentuation marquée de leur épine. On trouve encore deux cycles d'écailles par vertèbre chez *O. c. cuvieri*, mais l'un d'entre eux est réduit, surtout dans la partie proximale de la queue, à un verticille de petites écailles. Notons chez un spécimen d'*O. quadrimaculatus*, récolté dans l'Isalo, une différenciation nette dans la longueur des verticilles successifs, l'un étant approximativement le double de l'autre; cette tendance, moins accusée, a été observée chez plusieurs spécimens de *Chalarodon madagascariensis*. Chez *O. cyclurus* on ne trouve plus qu'un cycle de grandes écailles acuminées par vertèbre caudale, correspondant à la disparition totale du verticille réduit.

4° Écailles temporales (fig. 16 et 17) : Le tableau 7 indique le nombre d'écailles temporales comptées sur une ligne allant du rebord postérieur de l'orbite au tympan. Ce nombre est nettement plus élevé chez les deux Oplures arboricoles et, corrélativement, la taille des écailles est plus petite. *Oplurus quadrimaculatus* occupe une position intermédiaire.

5° Denticulations tympaniques : Des écailles saillantes sur le rebord antérieur du tympan existent chez tous les Oplures, sauf *O. cyclurus* (tableau 7). Elles sont plus nombreuses chez les Oplures rupicoles que chez *O.c. cuvieri*.

6° Écailles latérales des doigts : Des écailles en forme de denticules latéraux, sur les doigts, n'existent que chez *Chalarodon* (C.P. Blanc, 1970 : 296, fig. 12). Leur présence peut être mise en relation avec l'habitat sabulicole de cette espèce, de même que la forme particulière de ses griffes *(loc. cit. :* 297, fig. 13).

7° Écailles de la face supéro-postérieure des cuisses : Ces écailles ne sont bien développées et pourvues d'une épine que chez les formes rupicoles. Nous pensons qu'elles favorisent la reptation dans les fissures étroites et jouent un rôle dans l'accrochage quand l'animal est saisi dans son refuge. On note un rang d'écailles élargies, acuminées, sur la face externe du tarse d'*O. fierinensis*.

Les écailles caudales des Oplures arboricoles, assurent ces deux rôles, avec le concours, chez *O.c. cuvieri*, des écailles dorsales carénées : l'animal se gonfle d'air de façon à s'ancrer sur les parois de son abri.

8° Écailles post-cloacales : Nous avons représenté (C.P. Blanc, 1969 *c*, fig. 21) les écailles post-cloacales agrandies chez *Chalarodon*. Ces écailles sont situées en arrière d'une petite fossette bordant la fente cloacale. Aux très fines granulations de la lèvre postérieure du cloaque, succède une rangée transversale d'écailles imbriquées, en forme de granules; nettement plus grosses, les écailles post-cloacales occupent toujours la rangée suivante. Viennent ensuite des séries transversales

Source : MNHN, Paris

Tableau 7 : Écailles temporales et tympaniques ches les Oplures.

Espèces	*O. cyclurus*	*O. c. cuvieri*	*O. quadrimaculatus*	*O. fierinensis*	*O. grandidieri*	*O. saxicola*
Ecailles temporales :	Peu différentes des écailles voisines, petites, lisses		Agrandies, lisses ou légèrement carénées	Agrandies, coniques ou polyédriques striées ou carénées		
Nombre d'exemplaires	19	5	36	6	27	39
Somme (droite + gauche)	357	87	413	84	378	465
Moyenne par côté	9,4	8,7	5,7	7,0	7,0	6,0
Limites de variation	8-11	8-10	5-9	5-8	6-8	(4) 5-8
Denticulations tympaniques :						
Nombre d'exemplaires	19	5	31	6	26	39
Somme (droite + gauche)	0	27	297	46	178	299
Moyenne par côté	0	2,7	4,8	3,8	3,4	3,8
Limites de variation	—	2-4	1-7	3-5	2-4	(2) 3-5

Source : MNHN, Paris

d'écailles bien plus petites que les écailles post-cloacales et dont la taille croît distalement. Dans certains cas, une partie des écailles de la rangée contiguë postérieure aux écailles post-cloacales subit un certain élargissement.

La répartition par espèce est la suivante :

— Nombre d'écailles post-cloacales dans un échantillon de deux cent cinquante *Chalarodon madagascariensis* (C.P. Blanc et C.C. Carpenter, 1969) : 2 = 90 %; 3 = 6 %; 4 = 4 %. Leur présence est exceptionnelle chez les femelles : moins de 1 % de notre échantillon;

— Liste des espèces d'Oplures, par ordre de taille décroissant de leurs écailles post-cloacales :

• *O. fierinensis* : 4 écailles post-cloacales, exceptionnellement 2, 3 ou 5, trois fois plus grandes que celles du rang immédiatement postérieur;

• *O. saxicola* et *O. grandidieri* : 4 à 5 écailles, parfois agrandies de 1,5 à 2 fois par rapport aux suivantes;

• *O. quadrimaculatus* : leur nombre est variable. Ainsi, sur vingt mâles nous en avons compté : 0 = 1 fois, 1 = 2 fois, 2 = 1 fois, 3 = 4 fois, 4 = 7 fois, 5 = 3 fois, 6 = 2 fois. Leur taille est 1,25 à 2 fois plus grande;

• *O. cyclurus* : nous n'avons noté qu'un petit nombre (1, 2 à 3) d'écailles élargies (1,25 à 1,5 fois);

• *O. c. cuvieri* : les mâles ne possèdent qu'exceptionnellement des écailles post-cloacales agrandies: chez quelques-uns, on observe 1 à 2 écailles très légèrement plus grandes que les suivantes.

D'une façon générale, moins la taille des écailles post-cloacales se différencie du rang suivant, plus leur nombre est fluctuant. En particulier, ces écailles ont, latéralement, une taille graduellement décroissante et le rang postérieur peut être aussi, en partie, affecté par l'augmentation de taille. Il est également plus fréquent de trouver des femelles avec des écailles agrandies.

En conclusion, nous noterons d'importantes variations de détail dans l'écaillure d'un individu à l'autre ou chez le même, de part et d'autre du plan sagittal ainsi qu'une évolution vers un rôle de protection et partiellement de locomotion, par augmentation de leur taille et renforcement de l'épine terminale, des écailles caudales chez les Oplures arboricoles et des écailles postéro-supérieures des cuisses chez les Oplures rupicoles.

L'intérêt de l'écaillure dans la recherche des affinités phylogéniques sera discuté à la fin de ce chapitre, en même temps que les données concernant les colorations.

I-2 : *Colorations.*

L'analyse des descriptions données dans la première partie de ce travail pose, dans notre contexte comparatif, le double problème des variations (individuelles et sexuelles) et des homologies entre les divers éléments de coloration.

1° Variations individuelles.

Les variations individuelles ont une amplitude et concernent des éléments de coloration différents selon les espèces (tableau 8).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 8 : Importance des variations individuelles dans la coloration des Iguanidés malgaches.

Éléments de coloration	VARIATIONS		
	fortes	modérées	faibles
Teinte de fond	*Chalarodon* *O. quadrimaculatus* *O. c. cuvieri*	*O. cyclurus* *O. grandidieri* *O. saxicola*	*O. fierinensis*
Taches (ou stries) latérales sombres	*O. quadrimaculatus* *O. saxicola*	*Chalarodon*	
Bandes dorsales	*O. quadrimaculatus* *O. c. cuvieri* *O. cyclurus*		
Vermiculations ou stries dorsales	*O. quadrimaculatus* *O. c. cuvieri* *O. cyclurus*	*O. saxicola* *O. grandidieri*	
Taches claires dorsales		*Chalarodon* *O. saxicola* *O. cyclurus* *O. quadrimaculatus*	*O. grandidieri* *O. saxicola*

Le tableau 8 montre que, dans l'ensemble, les variations dans la coloration sont très fortes chez *O. quadrimaculatus* et *Chalarodon*, assez fortes pour *O.c. cuvieri* et *O. cyclurus*, faibles pour *O. saxicola* et *O. grandidieri*, très faibles pour *O. fierinensis*.

Nous avons observé une corrélation entre les variations de coloration et l'habitat; ce fait est particulièrement net chez :

— *O. quadrimaculatus* : sur des rochers sombres (Ambositra), ces *Oplurus* sont franchement noirs. Inversement, dans l'Isalo, sur des rochers clairs, ces Lézards ont une teinte gris pâle, sans barres dorsales, avec un fin réseau de stries brunes bien apparentes. Il est fréquent que les formes d'altitude, jusqu'à 1 800-1 900 m dans l'Ibity (C.P. et F. BLANC, 1967), 2 000 m dans l'Andringitra et dans la région d'Ambositra, soient plus sombres que les formes de plaine à climat plus chaud, obéissant à la règle de mélanisation en altitude (L. CUÉNOT et A. TÉTRY, 1951).

— *Chalarodon madagascariensis* : G. PETIT (1928), avait remarqué une relation entre la coloration sombre ou claire des Chalarodons et celle du substrat. Il existe, néanmoins, partout, un mélange de Lézards des deux teintes. Nous avons mentionné (C.P. BLANC et C.C. CARPENTER, 1969) l'existence, chez les Chalarodons vivant sur les dunes de sables roux, d'une coloration rougeâtre qui persiste quand on les isole sur des substrats différents.

Source : MNHN, Paris

Inversement, dans la même région peuvent coexister des formes différentes de la même espèce. F. Angel (1942) cite le cas de trois *Oplurus cyclurus*, capturés à Anakao, montrant trois colorations différentes. Nous avons souvent constaté des variations, chez des individus sympatriques, concernant le nombre de taches sombres dorsales chez *O. cyclurus* et *O. c. cuvieri*, la teinte de fond chez *O. quadrimaculatus*, *Chalarodon madagascariensis*, l'étendue des vermiculations chez *O. grandidieri*.

En outre, la teinte de fond peut varier pour diverses raisons physiologiques, notamment avec la température : les Lézards à la sortie de leur terrier, le matin, sont plus sombres, et avec l'activité sexuelle : livrée nuptiale. Ces variations, indépendantes ou liées au sexe, rendent douteuse, *a priori*, l'existence de taxa subspécifiques, tel *O. c. cuvieri comorensis* isolé sur la Grande Comore (F. Angel, 1942), mais relèvent plutôt de la combinaison de gènes allèles. Le polymorphisme le plus accusé se rencontre dans les espèces qui, présentant les plus larges répartitions, occupent les milieux les plus variés : *O. quadrimaculatus* et *Chalarodon madagascariensis*.

2° Différences sexuelles.

Les différences sexuelles de coloration sont variables selon les espèces. Chez toutes, la gorge tend à s'assombrir chez les mâles; tous les *Oplurus* présentent, à des degrés divers, une coloration jaune péricloacale.

Chez *O. quadrimaculatus* et *O. fierinensis* nous n'avons pas relevé d'autres différences que ces deux éléments sur la face ventrale, assez peu marquées, et que l'on retrouve d'ailleurs, parfois, chez les femelles.

Chez *O. grandidieri*, *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus* s'y ajoute une coloration rouge ou bleue un peu plus accusée de la tête et du cou.

Une véritable livrée nuptiale n'existe que chez *O. saxicola* et *Chalarodon madagascariensis*, chez lequel nous avons démontré que son expression est liée à l'état de dominance (C.P. Blanc, 1969 *c* : 33).

3° Homologies entre les éléments de coloration.

La compilation des données nous autorise à établir quelques homologies relatives aux éléments suivants (tableau 9) :

a) Raie médio-dorsale :

Chez les *Oplurus* à corps très déprimé, *O. saxicola*, *O. grandidieri*, *O. fierinensis*, elle peut être considérée comme l'homologue des ocelles, ou (et) des taches sombres, fusionnés entre eux pour former une bande continue. En effet, chez *O. saxicola* et *O. fierinensis*, il est possible de reconnaître, sur la région dorsale, deux bandes latéro-dorsales un peu plus claires que la teinte de fond; chez *Chalarodon madagascariensis*, on observe parfois de chaque côté de la crête dorsale, deux bandes paravertébrales continues, bistres, résultant de l'uniformisation des ocelles et des taches brunes; chez *O. saxicola* et notamment *O. grandidieri*, la raie dorsale pourrait être l'homologue des ocelles médio-dorsaux, peut-être en association avec les ocelles paravertébraux (ou une coloration indépendante?); chez *O. fierinensis*, cette raie, plus sombre, représenterait les bandes dorsales : sur de rares individus on peut distinguer, vers l'arrière, des taches subsymétriques, légèrement plus sombres que le fond.

b) Bandes noires transversales :

Les bandes complètes d'*O. c. cuvieri* et d'*O. cyclurus* sont homologues des taches sombres dorsales et des ocelles noirs en correspondance sur les flancs séparés,

Source : MNHN, Paris

Tableau 9 : Rapports entre le *pattern* des différents Iguanidés malgaches.

Eléments du *pattern*	OPLURUS						CHALARODON
	cyclurus	*c. cuvieri*	*quadrimaculatus*	*fierinensis*	*grandidieri*	*saxicola*	*madagascariensis*
Ocelles ou raies en position — médiodorsale	—	—	(+)	+	+	+	(+)
Ocelles ou raies en position — paravertébrale	+	+	+	+	+	+	+
Ocelles ou raies en position — latéro-dorsale	+	+	+	(+)	—	(+)	+
Bandes transversales noires	+	+	+	(+)	—	(+)	+
Ocelles sur les flancs	+	+	+	—	—	—	+
Taches rouges ou jaunes sur la face ventrale (gorge, queue)	+	+	+	+	+	+	+
Teinte bleue	+	+	+	+	—	(+)	+
Poitrine grise	+	+	+	(+)	+	+	(+)
Taches claires en arrière des bandes noires	+	+	+	—	—	—	(+)
Vermiculations ou stries ou points sombres	+	+	+	+	+	+	+
Taches ou stries sombres sur la gorge	+	+	+	+	+	+	+
Subdivision des bandes noires (fine strie en arrière)	+	+	+	—	—	—	+

— : Caractères absents.

\+ : Caractères présents.

(+) : Caractères peu marqués.

Source : MNHN, Paris

par le développement des ocelles latéro-dorsaux, des autres Oplures car les ocelles noirs latéraux sont parfois suivis d'une tache claire. Les bandes, dans certains cas décalées de part et d'autre du plan sagittal, présentent à ce niveau, soit un étranglement, soit une coupure complète, selon les individus.

c) Stries, vermiculations, points noirs :

Ces éléments, généralement répandus sur la région nuchale et thoracique, semblent de même nature. Les vermiculations et les semis de points noirs se retrouvent à la fois dans les mêmes espèces *(O. grandidieri* et *O. saxicola)*; en outre, la striation très nette chez le jeune *O. saxicola*, passant à des vermiculations chez l'adulte, l'existence de stries, les unes longitudinales, les autres en forme d'arc *(O. quadrimaculatus)* ou irrégulières *(Chalarodon madagascariensis)*, rapprochent stries et vermiculations.

d) Taches claires :

Elles existent chez toutes les espèces où des bandes sombres sont différenciées. Les ocelles paravertébraux et latéro-dorsaux n'en sont que des éléments particulièrement visibles. Ces taches sont blanches, grisâtres, bleuâtres ou jaunâtres. Si leur allongement est longitudinal, elles confluent en lignes claires latéro-dorsales; s'il est transversal, on obtient les lignes claires postérieures aux bandes noires. Les ocelles clairs sur les flancs paraissent quelquefois en correspondance avec les ocelles dorsaux. Nous citerons une remarque de F. Angel (1942), relative à un exemplaire (n° 30-299) d'*O. saxicola* provenant du massif d'Ivohibe, chez lequel : « les taches claires s'enlèvent sur la teinte sombre plus franchement que chez les autres individus et elles affectent un arrangement plus régulier en formant des bandes transversales composées de petits ocelles clairs ».

I-3 : Pattern *fondamental* (fig. 18).

Les résultats obtenus plaident en faveur d'une dérivation commune des deux genres malgaches à partir d'un pattern ancestral commun dont nous allons préciser les éléments de coloration, la teinte et les particularités de la pholidose.

1° Éléments de coloration.

• Hautement probables :

a) Quatre rangées d'ocelles dorsaux :

— 2 rangées d'ocelles paravertébraux, les plus petits;

— 2 rangées d'ocelles latéro-dorsaux, de plus grande taille ayant tendance à devenir coalescents pour former deux stries plus ou moins continues (même dans ce cas, les ocelles sont encore partiellement visibles).

b) Dix (onze) bandes noires dorsales, parfois non symétriques ou interrompues dans le plan sagittal, présentes chez *O. quadrimaculatus*, *O. c. cuvieri*, *O. cyclurus* :

— 1 passant juste en avant des épaules (scapulaire),

— 2 sur la nuque (nuchales),

— 6 (7) sur le dos (dorsales) : ces bandes donnent sur les flancs des taches sombres quand elles sont interrompues par des ocelles latéro-dorsaux.

Source : MNHN, Paris

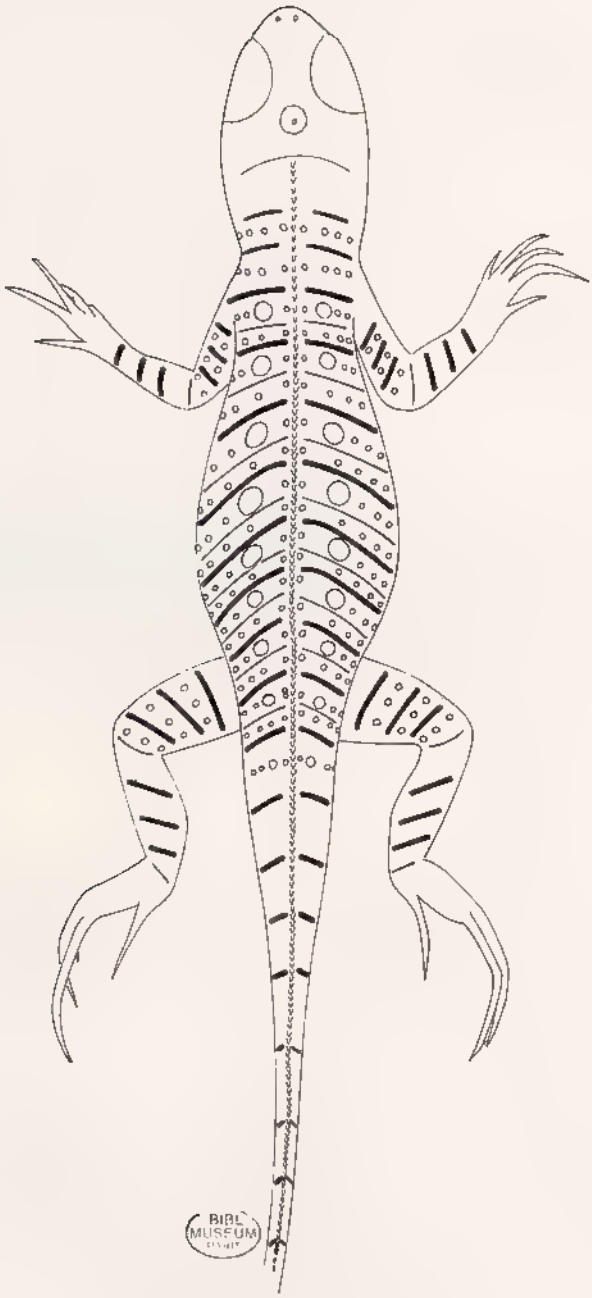


Fig. 18 : Schéma du *pattern* fondamental de coloration chez les Iguanidés malgaches.

Source : MNHN, Paris

— 1 entre les membres postérieurs (lombaires).

c) Des taches claires, parfois fusionnées en une ligne plus ou moins continue, soulignant vers l'arrière chacune des bandes sombres dorsales, assez souvent subdivisées pour donner une double rangée de taches dorsales comme chez *Chalarodon*.

d) Des taches claires sur les flancs et la face supérieure des membres.

e) Un réseau de stries brunes sous le cou, plus marquées latéralement qu'au milieu (au moins trois longitudinales sur les branches de la mandibule).

• Éventuels

a) Une fine raie claire médio-dorsale, nette chez *Chalarodon* et chez *O. grandidieri*, un peu moins chez *O. saxicola*, correspondant à une échancrure des stries dorsales chez *O. quadrimaculatus*, *O. c. cuvieri*, surtout juvénile, et *O. cyclurus*.

b) Trois bandes sombres sur le stylopode et le zeugopode pouvant se résoudre en taches noirâtres, éparses.

c) Taches bleues ou rouges sur la tête; face inférieure de la queue rougeâtre.

d) Taches jaunes abdominales : présentes chez tous les *Oplurus* et chez *Chalarodon* femelle (lèvres du cloaque).

e) Strie sombre sur les côtés du cou : fréquente chez *O. quadrimaculatus*, *O. saxicola*, *Chalarodon*.

f) Écailles caudales bordées de brun (chez tous les *Oplurus*).

g) Barre médiane claire limitée par deux barres sombres sur la face postérieure des cuisses, très nette chez *O. quadrimaculatus*, *O. grandidieri*, *O. c. cuvieri*, *O. saxicola*, *Chalarodon*, peu marquée chez *O. cyclurus* (série d'ocelles), absente chez *O. fierinensis*.

h) Taches claires sur la face dorsale des cuisses, réduites à une écaille ou à sa partie distale chez *O. quadrimaculatus* et quelquefois *O. grandidieri*, *O. saxicola*, *O. fierinensis*, recouvrant plusieurs écailles chez *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus*. Ces taches sont en relation, dans les stades jeunes, avec trois bandes sombres.

2° Teintes.

Nous noterons la fréquence, sur la face dorsale, des teintes suivantes :
— de fond : grisâtre, gris bleuté ou verdâtre;
— taches, vermiculations, barres : bistre à marron ou noir;
— ocelles : blanc à jaune.

La tête présente souvent une coloration bleutée, s'étendant plus ou moins sur la partie antérieure du corps. Cette coloration est bien développée chez *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus*, ainsi que chez le mâle dominant de *Chalarodon madagascariensis*. Certains individus d'*Oplurus quadrimaculatus* et d'*O. fierinensis* ont des écailles disséminées d'un bleu vif. F. Angel (1942) signale la teinte bleue de l'écaille occipitale d'un jeune d'*O. saxicola*.

La face ventrale est blanchâtre ou grisâtre dans la région sternale. L'abdomen est souvent parsemé de points noirâtres chez toutes les espèces d'*Oplurus* et, rarement, chez *Chalarodon*. Il existe, parfois une tache gulaire jaune ou rouge.

Source : MNHN, Paris

3° Caractères de la pholidose.

a) Existence d'une crête dorsale et nuchale continue. Complète chez *Chalarodon*, il n'en reste des reliquats que chez les Oplures arboricoles, à corps non déprimé.

b) Grande plaque occipitale, percée en son centre d'un œil pinéal, très visible chez tous les jeunes et conservée chez les adultes.

c) Repli gulaire bien marqué, mais pas de fanon.

d) Écailles post-cloacales chez les mâles et quelquefois les femelles.

e) Écailles de la queue acuminées, disposées en double verticille par vertèbre.

J-4 : *Modifications du* pattern *fondamental.*

Dans ce paragraphe, nous examinerons, pour les différentes espèces, les principales modifications subies par le *pattern* ancestral et nous rechercherons leur valeur adaptative. Elles affectent les éléments suivants :

1° Bandes dorsales.

Elles concernent soit le nombre, soit l'intensité des bandes dorsales, ainsi que des taches sombres latérales qui les prolongent. Le nombre de bandes dorsales augmente parfois de 6 à 7 ou 8 chez *Chalarodon madagascariensis*, *Oplurus quadrimaculatus* et *O. cyclurus*. Par exception, leur nombre peut être différent à droite et à gauche du plan sagittal. Il ne s'agit, quelquefois, que d'un dédoublement, partiel ou total, de certaines bandes, comme on peut l'observer par la disposition, quand ils existent, des gros ocelles clairs latérodorsaux. Beaucoup plus fréquemment, on assiste à une réduction du nombre de bandes dorsales à l'échelle spécifique ou individuelle :

- *O. c. cuvieri* n'a, au maximum, que quatre bandes dorsales, exceptionnellement cinq (un seul individu dans notre échantillon). Les fines stries existant entre les bandes sombres sont plus probablement des stries intermédiaires que des bandes réduites.
- Chez *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus*, les bandes dorsales peuvent disparaître, mais la bande scapulaire subsiste toujours (sauf chez *O. cuvieri comorensis)*. Les bandes postérieures ont une teinte plus atténuée que les antérieures.
- Chez *O. quadrimaculatus*, toutes les bandes dorsales ainsi que la bande scapulaire sont susceptibles de s'estomper : leur teinte sombre s'atténue progressivement, jusqu'au moment où elles ne deviennent plus discernables.
- Chez *O. saxicola*, il n'y a jamais de bandes dorsales. Les taches latérales varient de quatre à une : leur disparition complète est rare.
- Chez *O. fierinensis*, une tache latérale, très faible, existe parfois.
- Chez *O. grandidieri*, nous n'avons jamais noté de trace de bande dorsale.

Remarquons que les ocelles clairs qui bordent, vers l'arrière, les bandes sombres subissent une atténuation et une disparition parallèle à celles-ci, mais souvent avec quelque retard. Le *pattern* est toujours plus visible dans les formes juvéniles.

Il existe donc de fortes variations d'une espèce à l'autre, et à l'intérieur de chaque espèce; elles sont en relation avec celles de la teinte générale, dont nous avons discuté plus haut (p. 84) la valeur cryptique.

Source : MNHN, Paris

2° Coloration bleutée de la partie antérieure du corps.

O. c. cuvieri et *O. cyclurus* présentent, au plus haut degré, une coloration bleutée de la partie antérieure du corps. Nous avons décelé des traces de couleur bleue chez la plupart des Iguanidés malgaches, d'où la présomption que cette teinte existait chez leur ancêtre commun. Peut-être a-t-elle subi une accentuation cryptique chez ces deux espèces, en relation avec leur vie arboricole et une posture fréquente : le corps est appliqué contre le tronc, retenu par les griffes postérieures solidement implantées dans l'écorce, la queue vers le haut et la tête redressée à l'horizontale, donc se détachant sur le fond du ciel?

3° Verticilles caudaux.

O. cuvieri et *O. cyclurus* présentent le plus grand développement des verticilles caudaux. Certaines écailles sont épaisses, longues, avec une pointe acérée, très développée (voir p. 81). Leur valeur adaptative est évidente. Ces deux Oplures sont arboricoles. Leur queue épineuse obstrue l'entrée des cavités dans les arbres où ils s'abritent. Elle contribue, en outre, par des mouvements ondulatoires latéraux à la progression dans les galeries étroites. *O. cyclurus* grimpant sur un tronc, la tête vers le haut, utilise sa queue comme appui, comme le fait un Pic; corrélativement, celle-ci est plus courte et plus robuste que celle des autres Oplures.

4° Crête dorsale.

Cette crête, continue chez *Chalarodon*, comme nous supposons qu'elle l'était chez l'ancêtre commun, se réduit à une crête nuchale, encore haute chez *O. cuvieri*, un peu plus basse, un peu plus longue, chez *O. cyclurus*. On n'en trouve plus trace chez les autres Oplures qui sont rupicoles.

Ceux-ci s'abritent dans d'étroites fentes de rochers. L'existence d'une crête serait un élément défavorable à l'occupation de beaucoup de sites. La clé dichotomique de F. Mocquard (1909) fait ressortir un parallélisme entre la finesse de l'écaillure dorsale et la disparition de la crête.

On remarque, en outre, une relation avec la morphologie générale : les Oplures rupicoles ont un corps nettement déprimé, contrairement à *Chalarodon*, *O. cyclurus*, *O. c. cuvieri* encore tous pourvus d'une crête. Ces Lézards, ont des abris à section circulaire, terriers ou cavités des troncs et des branches.

I-5 : *Relations phylogénétiques.*

Après analyse des principales variations subies par le *pattern* fondamental, et discussion de leur valeur adaptative, les affinités s'établissent comme suit :

1° Affinités.

a) Caractères communs aux deux genres d'Iguanidés malgaches :

— crête dorsale et nuchale. — queue à écailles acuminées. — éléments fondamentaux de coloration. — face inférieure de la queue rougeâtre. — tête bleutée. — stries sur la gorge. — face ventrale claire.

b) Caractères communs à tous les Oplures :

— écailles caudales bordées de brun. — face ventrale parsemée de points sombres. — griffes acérées, recourbées.

Source : MNHN, Paris

Tableau 10 : Caractères différentiels d'écaillure et de coloration dans le genre *Oplurus*.

Espèces	*O. cyclurus*	*O. c. cuvieri*	*O. quadrimaculatus*	*O. fierinensis*	*O. grandidieri*	*O. saxicola*
Ecailles coniques sur le cou	+	+	+	+	—	—
Eléments fondamentaux de coloration	+	+	+	—	—	—
Lignes latéro-dorsales	(+)	—	+	+	—	+
Taches en arrière de l'épaule	(+)	(+)	+	+	—	+
Tache gulaire	rouge	jaune	jaune	—	—	—
Points noirs sur le dos	—	—	—	+	+	+
Taches claires sur les membres	+	+	+	—	—	—

Source : MNHN, Paris

Les caractères différentiels sont regroupés dans le tableau 10.

c) Caractères communs aux Oplures arboricoles : *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus* :

— crête nuchale. — écailles post-cloacales non agrandies. — corps non déprimé. — bande scapulaire bien marquée, soulignée d'une ligne blanche continue. — teinte rougeâtre des aisselles et des côtés du cou. — verticilles caudaux accusés et inégaux. — teinte bleue prononcée de la région antérieure.

d) Caractères communs aux Oplures rupicoles :

— corps déprimé. — replis longitudinaux de la peau des flancs. — pas de crête nuchale.

e) Principales différences entre *O. quadrimaculatus* et les trois autres espèces rupicoles (tableau 11).

TABLEAU 11 : Caractères morphologiques différentiels chez les Oplures rupicoles.

ESPÈCES	*O. quadrimaculatus*	*O. fierinensis* *O. saxicola* *O. grandidieri*
Corps	Peu déprimé	Très déprimé
Ecaillure dorsale	Grossièrement granuleuse	Finement granuleuse
Pattern	Proche du type ancestral	Fortement modifié
Variabilité	Très forte	Assez faible
Taches blanches sur les flancs	Présentes	Absentes

2° Conclusions.

Cette étude permet de conclure, par une analyse de la morphologie externe, à l'existence d'un *pattern* de coloration commun aux deux genres d'Iguanidés de Madagascar.

Les éléments de coloration remarquables chez les Iguanidés malgaches se retrouvent chez divers Iguanidés américains (tableau 12).

Le tableau 12 montre que la plupart des caractéristiques du pattern se retrouvent dans les quatre genres nord-américains : *Holbrookia*, *Callisaurus*, *Sceloporus* et *Uta*, et notamment les diverses sous-espèces d'*Holbrookia maculata*.

Des taches, stries, ocelles, lignes claires, de valeur cryptique indiscutable, se retrouvent chez beaucoup d'autres Lézards appartenant à différentes familles, Agamidés, Lacertidés, Gekkonidés. Mais leur disposition établit des affinités assez étroites au sein de la famille des Iguanidés, et, à l'intérieur de celle-ci, entre les deux genres malgaches.

Dans l'ensemble, en effet, les colorations de *Chalarodon madagascariensis* et d'*Oplurus quadrimaculatus* sont plus proches du « *pattern* fondamental » des Iguanidés malgaches, que des autres genres nord-américains, ce qui indique soit une parenté, soit une convergence entre ces deux genres endémiques.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12 : Éléments du *pattern* de coloration

ESPÈCES	2 taches nuchales	1 bande scapulaire	6 (7) bandes ou taches dorsales	1 bande lombaire	Taches sombres sur les flancs
Dipsosaurus dorsalis : 106					
Holbrookia maculata : 117	(: 123) +	+	+	+	+
Callisaurus draconoïdes : 146-7	±	(±)	+	+	+
Sceloporus cyanogenys : 202	+	+	+	+	(±)
Uta stansburiana steijnegeri : 285	±	±	+	+	±

II. — BIOMÉTRIE

Nous avons mis en évidence dans le chapitre précédent la valeur adaptative de la taille de la queue et de l'aspect plus ou moins déprimé du corps des Iguanidés malgaches. F. MOCQUARD (1909) puis F. ANGEL (1942) ont, d'ailleurs, fondé leurs clés de détermination sur ce dernier caractère.

Nous nous proposons, grâce à l'analyse d'un petit nombre de mesures soignées, relevées sur un large échantillon, de quantifier les affinités interspécifiques dans le genre *Oplurus*, relatives à ces deux caractères et ensuite entre les deux genres.

II-1 : *Matériel et méthodes.*

Nous utiliserons les mensurations relevées sur un échantillon de 596 Iguanidés, rassemblé de 1962 à 1971, soit : 166 Chalarodons (86♀ et 80 ♂) de la région de Tuléar, et 430 Oplures des deux sexes provenant de nos différentes localités de récolte. La répartition par espèce est consignée dans le tableau 13.

Les mensurations concernant le tronc sont peu aisées car elles varient avec l'état de réplétion du tube digestif et le stade de l'ovogenèse chez les femelles. Il n'en est pas de même pour la base de la queue, à condition que sa hauteur ne soit

Source : MNHN, Paris

de quelques Iguanidés américains, d'après H.M. Smith (1967)

Raies claires (ou ocelles)		Ligne claire en arrière des taches sombres ou rangées d'ocelles alignées transversalement	Réseau sombre dorsal	Taches dorsales et transversales sur la queue	Petites taches éparses sur l'abdomen	3 bandes transversales + ocelles par segment des membres	Décalage gauche-droite des marques dorsales	Fortes variations intraspécifiques
Médio-dorsales	Latéro-dorsales							
+		+						
+	+	+	(: 130) +	+	(: 132) +	+	+	
+	+	+		+		+	+	+
+	+	+		+	(±)	±		
(*variabilis* : 186)	(*variabilis* : 186 *undulatus garmani* : 229)						+ (*u. undulatus* : 215)	+ (*u. consobrinus*)
+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tableau 13 : Répartition des espèces utilisées pour la biométrie.

Genres	Espèces	Nombre d'individus (N)	% du total des Oplures	% du total des Iguanidés
Oplurus	*cyclurus*	53	12,3	8,9
	c. cuvieri	63	14,7	10,6
	quadrimaculatus	96	22,3	16,1
	fierinensis	68	15,8	11,2
	grandidieri	84	19,5	14,1
	saxicola	66	15,3	11,1
	Total partiel	430	99,9	72,0
Chalarodon	*madagascariensis*	166 (80 ♂; 86 ♀)		27,9
Total général		596		99,9

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14 : Incidence de la nature du sexe sur les rapports L/l, l/h, L/h.

Espèces	Rapport	Moyenne		Différence (d)	$\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$	t_n	Significativité
		mâle	femelle				
O. cuvieri : n = 29 (13 ♂ et 16 ♀)	L/l	7,145	7,229	0,084	0,222	0,38	nulle
	l/h	1,142	1,162	0,020	0,026	0,77	nulle
	L/h	8,164	8,507	0,343	0,13	2,64	douteuse
O. quadrimaculatus n = 59 (29 ♂ et 30 ♀)	L/l	6,57	6,64	0,04	0,06	0,62	nulle
	l/h	1,586	1,810	0,224	0,024	9,31	significative
	L/h	10,423	11,968	1,545	0,122	12,66	significative

n = nombre d'individus;

$\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$ = estimation de l'écart-type de la moyenne;

t_n du test de Student $= \frac{d.\sqrt{n}}{\sigma}$.

Source : MNHN, Paris

que modérément affectée par la présence des hémipénis chez les mâles. Nous avons complété les mensurations de la longueur du corps (L) et de la queue (L'), par celles de la largeur (l) et de la hauteur (h) de la base de la queue : l et h, représentant les valeurs maximales de la largeur et de la hauteur de la queue, sont mesurées, suivant les espèces, soit au niveau du cloaque, soit un peu en arrière.

Notons que sur l'effectif total à notre disposition, certaines des quatre mensurations n'ont pu être relevées. C'est le cas des individus à queue cassée ou régénérée, ou anormalement amaigris pour lesquels, respectivement, les valeurs de L', l et h ne seraient pas significatives.

Nous avons effectué sur deux espèces un test pour vérifier l'incidence de la nature du sexe contrôlé par dissection, sur les rapports : L/l, l/h, L/h (tableau 14). Le rapport L'/L est indépendant du sexe (p. 18).

La nature du sexe chez *O. c. cuvieri* n'a aucune incidence sur les trois rapports étudiés. Chez *O. quadrimaculatus*, la largeur de la queue n'est pas affectée par la nature du sexe. Par contre, les différences entre mâles et femelles, concernant la hauteur de la queue (rapports l/h et L/h) sont significatives.

Elles sont cependant relativement faibles (environ 13 %) par rapport aux différences interspécifiques, ce qui, compte tenu du sex-ratio voisin de 1 dans nos échantillons, nous autorise à traiter chaque espèce dans son ensemble, mâles et femelles confondus.

La distribution des données, liées à la structure des populations au moment des collectes, n'est pas normale. Mais les six rapports $\frac{L}{L'}, \frac{L}{l}, \frac{L}{h}, \frac{L'}{l}, \frac{L'}{h}$ et $\frac{l}{h}$ ont, eux, une distribution normale qui permet une étude comparative entre les six espèces d'Oplures. L'inversion d'un rapport n'ayant pas d'incidence sur les résultats, nous nous sommes limités à ceux indiqués ci-dessus. Pour chaque espèce sont établies les matrices des variances, covariances et des coefficients de corrélation. De cette dernière, on extrait les axes principaux qui sont les vecteurs propres de cette matrice (A. Morineau, 1972; L. Lebart et J.P. Fenelon, 1971). L'importance de chacun de ces vecteurs est mesurée par la valeur propre qui lui est associée dans la matrice. (On dit qu'un axe résume 70 % de la variance si sa valeur propre représente 70 % de la somme des valeurs propres). L'intérêt des axes réside dans le fait que les 2 ou 3 premiers d'entre eux résument généralement une très grande proportion de l'information, ce qui permet une représentation graphique simplifiée des relations entre les espèces.

Une analyse hiérarchique peut en être dégagée. Elle est basée sur le calcul des distances entre les points moyens des six espèces d'Oplures. Rappelons que, si le point moyen de l'espèce i est déterminé par ses coordonnées sur les axes principaux (x^i_1, x^i_2, x^i_3, s'ils sont au nombre de 3), la distance euclidienne entre les espèces i et j est définie par :

$$d^2ij = (x^i_1 - x^j_1)^2 + (x^i_2 - x^j_2)^2 + (x^i_3 - x^j_3)^2$$

La matrice des distances euclidiennes pour les six espèces permet de construire une « ultramétrique » représentée par un arbre hiérarchique. Parmi les multiples méthodes existantes, celle dite de la sous-dominante (M. Roux, 1968) a été adoptée.

Source : MNHN, Paris

II-2 : *Affinités entre les espèces du genre* Oplurus.

Disposant de beaucoup plus de données pour les mensurations L, l et h que pour L' (dans certaines espèces, près de la moitié des individus ont leur queue endommagée), nous avons, dans un premier temps, étudié les trois seuls rapports : $\frac{L}{l}$, $\frac{L}{h}$, et $\frac{l}{h}$.

1° Analyse en composantes principales des données L, l et h (fig. 19).

Matrice des coefficients de corrélation des trois rapports $\frac{L}{l}$, $\frac{L}{h}$ et $\frac{l}{h}$:

1	—0,1512	—0,5479
	1	—0,9012
		1

Vecteurs propres :

Axes	Valeur propre	Importance (%)	Coefficients du vecteur propre pour les rapports		
			$\frac{L}{l}$	$\frac{L}{h}$	$\frac{l}{h}$
1er	2,126	71,2	— 0,605	0,882	1
2e	0,866	28,6	1	0,596	0,79
3e	0,007	0,2	0,424	— 0,843	1

Le troisième axe, qui n'intervient que pour 2 ‰, peut être négligé, et les résultats représentés graphiquement sur deux axes rectangulaires (fig. 19).

Equations :

$$1^{er} \text{ axe} : -0{,}605 \frac{L}{l} + 0{,}882 \frac{L}{h} + \frac{l}{h}$$

$$2^{e} \text{ axe} : \frac{L}{l} + 0{,}596 \frac{L}{h} + 0{,}79 \frac{l}{h}$$

Source : MNHN, Paris

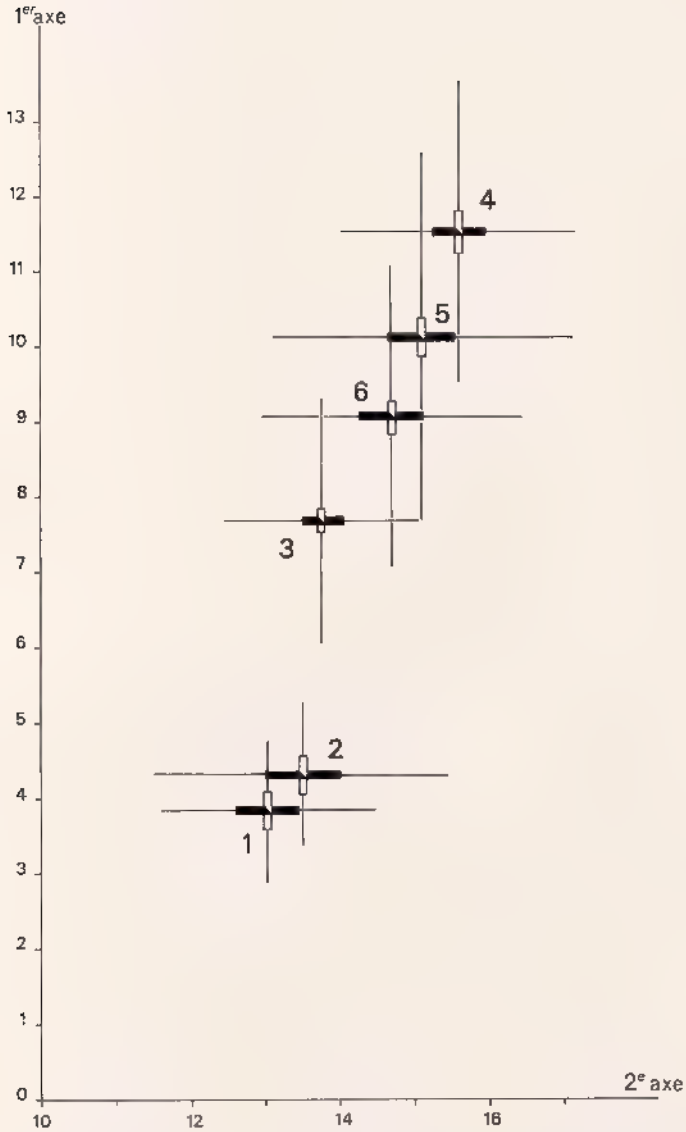


Fig. 19 : Graphique représentant les relations interspécifiques dans le genre *Oplurus* par analyse en composantes principales pour les données L, l et h.

Légende : Pour chaque axe sont indiqués la moyenne, son intervalle de confiance et l'écart-type; L = longueur du corps, l et h = largeur et hauteur de la base de la queue; voir figure 15.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Coefficients numériques :

Espèces	Effectif (N)	1er axe		2e axe	
		$m \pm \sigma$	$\frac{2\sigma}{\sqrt{N}}$	$m \pm \sigma$	$\frac{2\sigma}{\sqrt{N}}$
O. cycluru	53	3,86 ± 0,93	0,25	13,04 ± 1,47	0,40
O. c. cuvieri	60	4,34 ± 0,96	0,25	13,50 ± 1,97	0,51
O. quadrimaculatus	93	7,72 ± 1,63	0,16	13,75 ± 1,30	0,27
O. fierinensis.....	67	11,63 ± 2,01	0,28	15,65 ± 1,52	0,37
O. grandidieri....	74	10,13 ± 2,49	0,23	15,09 ± 2,04	0,46
O. saxicola.....	66	9,09 ± 2,07	0,22	14,70 ± 1,74	0,43
Total.....	413	8,02 ± 3,25		14,32 ± 1,90	

m = moyenne;

σ = écart-type;

$\frac{2\sigma}{\sqrt{N}}$ = intervalle de confiance de la moyenne.

Analyse hiérarchique : matrice des distances interspécifiques.

	2	3	4	5	6
1	2,59	4,36	20,5	15,13	13,97
2		3,00	17,82	12,43	11,20
3			18,07	12,69	11,93
4				5,43	6,67
5					1,29

Cette matrice permet de rapprocher les Oplures arboricoles d'une part, et encore plus étroitement *O. grandidieri* et *O. saxicola* d'autre part. Par contre, *O. quadrimaculatus* est reporté très près des Oplures arboricoles.

2° Analyse en composantes principales des données L, L', l et h.

a) Pour les six espèces d'Oplures (fig. 20).

Nous avons ici sélectionné les seuls individus sur lesquels l'ensemble des quatre mesures ont été effectuées. Il s'ensuit une réduction importante de l'effectif qui

Source : MNHN, Paris

décroît de N à n (tableau 15). Nous avons testé, tout d'abord l'incidence de la réduction d'effectif sur les rapports $\frac{L,}{l}$ $\frac{L}{h}$ et $\frac{l}{h}$ utilisés ci-dessus.

Le tableau 15 montre que ces écarts sont relativement peu importants vis-à-vis des différences interspécifiques.

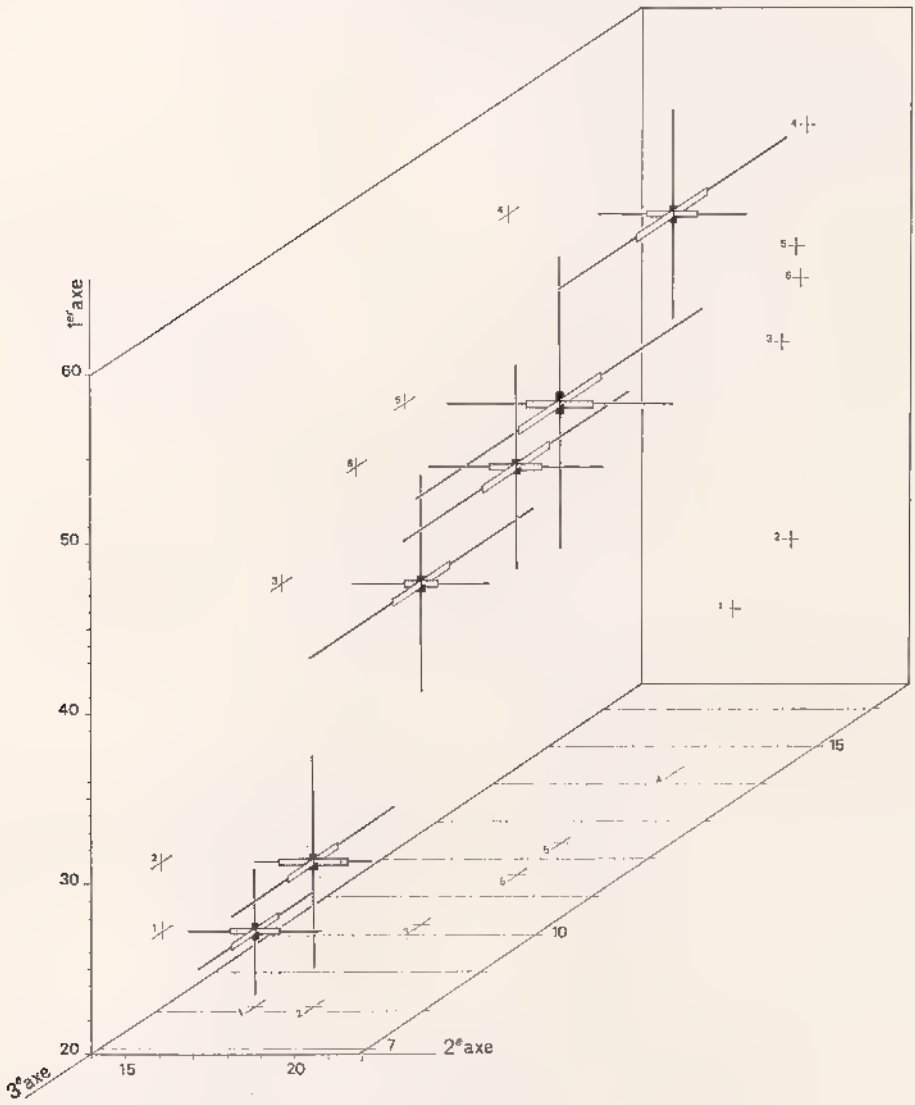


Fig. 20 : Graphique représentant les relations interspécifiques dans le genre *Oplurus* par analyse en composantes principales pour les données L, L', l et h.

Légende : L' = longueur de la queue; voir figure 19.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 15 : Incidence de la réduction d'effectif sur les rapports $\frac{L}{l}$, $\frac{L}{h}$ et $\frac{l}{h}$.

		O. cyclurus	*O. c. cuvieri*	*O. quadrimaculatus*	*O. fierinensis*	*O. grandidieri*	*O. saxicola*	Total
Effectif	n	26	43	63	39	40	47	258
	N	53	60	93	67	74	66	413
Rapports								
$\frac{L}{l}$	n	7,86	7,97	6,76	6,51	6,72	6,87	7,05
	N	7,94	8,13	6,84	6,62	6,93	6,95	7,17
$\frac{L}{h}$	n	8,54	9,11	11,48	15,02	13,77	12,88	11,97
	N	8,72	9,27	11,62	15,04	13,49	12,80	11,96
$\frac{l}{h}$	n	1,08	1,14	1,70	2,33	2,06	1,89	1,74
	N	1,09	1,14	1,70	2,29	1,95	1,85	1,70

Source : MNHN, Paris

Matrice des coefficients de corrélation dans la population réduite, d'effectif n (ensemble des Oplures à queue intacte), des six rapports $\frac{L}{L'}$, $\frac{L}{l}$, $\frac{L}{h}$, $\frac{L'}{l}$, $\frac{L'}{h}$ et $\frac{l}{h}$, pour les six espèces d'Oplures :

1,0000	0,3157	— 0,6240	— 0,6482	— 0,8163	— 0,6629
	1,0000	— 0,0404	0,4976	— 0,1564	— 0,5153
		1,0000	0,5351	0,9464	0,8671
			1,0000	0,6347	0,1875
				1,0000	0,8688
					1,0000

Vecteurs propres :

Axes	Valeur propre	Importance (%)	Coefficients du vecteur propre pour les rapports					
			$\frac{L}{L'}$	$\frac{L}{l}$	$\frac{L}{h}$	$\frac{L'}{l}$	$\frac{L'}{h}$	$\frac{l}{h}$
1er	3,80	63,3	— 0,88	— 0,22	0,93	0,63	1	0,88
2e	1,61	26,8	0,1	1	0,70	0,79	0,5	— 0,44
3e	0,56	9,3	1,0	0,52	0,77	— 0,50	0,17	0,47
4e	0,02	0,6	négligeables					
5e	0,006							
6e	0,002							

Les trois premiers axes résument 99,4 % de la variance et permettent une bonne représentation graphique des relations ernte les six espèces, dans un espace à trois dimensions (fig. 20).

Equations :

$$1^{er} \text{ axe} : -0{,}88\,\frac{L}{L'} - 0{,}22\,\frac{L}{l} + 0{,}93\,\frac{L}{h} + 0{,}63\,\frac{L'}{l} + \frac{L'}{h} + 0{,}88\,\frac{l}{h}$$

$$2^{e} \text{ axe} : 0{,}1\,\frac{L}{L'} + \frac{L}{l} + 0{,}70\,\frac{L}{h} + 0{,}79\,\frac{L'}{l} + 0{,}5\,\frac{L'}{h} - 0{,}44\,\frac{l}{h}$$

$$3^{e} \text{ axe} : \frac{L}{L'} + 0{,}52\,\frac{L}{l} + 0{,}77\,\frac{L}{h} - 0{,}50\,\frac{L'}{l} + 0{,}17\,\frac{L'}{h} + 0{,}47\,\frac{l}{h}$$

Source : MNHN, Paris

Coefficients numériques :

Espèces	Effectif (n)	1er axe		2e axe		3e axe	
		$m \pm \sigma$	$\frac{2\sigma}{\sqrt{n}}$	$m \pm \sigma$	$\frac{2\sigma}{\sqrt{n}}$	$m \pm \sigma$	$\frac{2\sigma}{\sqrt{n}}$
O. cyclurus	26	24,43 ± 3,74	1,47	16,80 ± 1,97	0,77	8,98 ± 1,09	0,43
O. c. cuvieri	43	28,65 ± 6,25	1,91	18,56 ± 3,35	1,02	8,95 ± 1,47	0,45
O. quadrimaculatus	63	40,23 ± 6,46	1,63	18,19 ± 2,00	0,50	11,20 ± 2,04	0,51
O. fierinensis	39	53,13 ± 6,17	1,98	18,86 ± 2,19	0,70	15,15 ± 2,03	0,65
O. grandidieri	40	45,87 ± 8,61	2,72	18,67 ± 3,37	1,06	13,28 ± 2,55	0,81
O. saxicola	47	44,16 ± 6,00	1,75	18,75 ± 2,56	0,75	12,45 ± 2,04	0,59

Source : MNHN, Paris

Analyse hiérarchique :

La distance euclidienne entre les points moyens est calculée dans l'espace des trois premiers axes principaux.

Matrice des distances interspécifiques

	2	3	4	5	6
1	4,57	16,02	29,43	21,95	20,13
2		11,80	25,25	17,76	15,90
3			13,51	6,03	4,16
4				7,50	9,37
5					1,90

Arbre hiérarchique (fig. 21) :

Il permet de séparer les Oplures arboricoles des Oplures rupicoles. Les affinités entre *O. grandidieri* et *O. saxicola* sont, ici encore, très étroites. Nous pouvons appliquer l'analyse en composantes principales aux seuls Oplures rupicoles afin d'obtenir une étude plus précise de leurs relations.

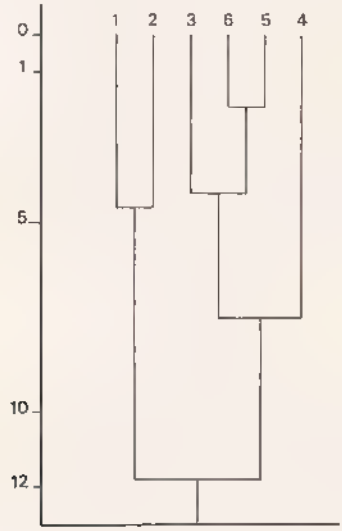


Fig. 21 : Arbre hiérarchique pour les données L, L', l et h dans le genre *Oplurus*. Légende : voir figure 20.

b) Pour les quatre espèces rupicoles :

Matrice des coefficients de corrélation, dans la population réduite n des quatre espèces : *O. quadrimaculatus*, *O. fierinensis*, *O. grandidieri* et *O. saxicola*, pour les six rapports : $\frac{L}{L'}$, $\frac{L}{l}$, $\frac{L}{h}$, $\frac{L'}{l}$, $\frac{L'}{h}$ et $\frac{l}{h}$

Source : MNHN, Paris

1,0000	— 0,1697	— 0,2163	— 0,6727	— 0,5678	— 0,1168
	1,0000	0,3281	0,8386	0,3349	— 0,3006
		1,0000	0,3534	0,9226	0,7971
			1,0000	0,5556	— 0,1703
				1,0000	0,7179
					1,0000

Vecteurs propres :

Axes	Valeur propre	Importance (%)	Coefficient du vecteur propre pour les rapports					
			$\frac{L}{L'}$	$\frac{L}{l}$	$\frac{L}{h}$	$\frac{L'}{l}$	$\frac{L'}{h}$	$\frac{l}{h}$
1er	3,196	53,2	— 0,65	0,55	0,89	0,76	1	0,55
2e	1,932	32,2	0,31	— 0,82	0,48	— 0,79	0,29	1
3e	0,859	14,3	1	0,66	0,42	— 0,06	— 0,4	— 0,04
4e	0,006	0,2	négligeables					
5e	0,004							
6e	0,001							

Les trois premiers axes résument 99,8 % de la variance.

Equations :

$$1^{er} \text{ axe} : -0{,}65\,\frac{L}{L'} + 0{,}55\,\frac{L}{l} + 0{,}89\,\frac{L}{h} + 0{,}76\,\frac{L'}{l} + \frac{L'}{h} + 0{,}55\,\frac{l}{h}$$

$$2^{e} \text{ axe} : 0{,}31\,\frac{L}{L'} - 0{,}82\,\frac{L}{l} + 0{,}48\,\frac{L}{h} - 0{,}79\,\frac{L'}{l} + 0{,}29\,\frac{L'}{h} + \frac{l}{h}$$

$$3^{e} \text{ axe} : \frac{L}{L'} + 0{,}66\,\frac{L}{l} + 0{,}42\,\frac{L}{h} - 0{,}06\,\frac{L'}{l} - 0{,}4\,\frac{L'}{h} - 0{,}04\,\frac{l}{h}$$

Ayant supprimé l'influence des deux Oplures arboricoles, l'analyse limitée aux quatre seuls Oplures rupicoles établit les affinités suivantes :

— *O. quadrimaculatus* est très nettement séparé des trois autres Oplures à corps plus déprimé.

— Parmi ceux-ci, *O. fierinensis* se distingue ensuite du groupe *O. grandidieri* et *O. saxicola* dont les affinités morphologiques sont très étroites.

Source : MNHN, Paris

Coefficients numériques :

Espèces	Effectif (n)	1er axe		2e axe		3e axe	
		$m \pm \sigma$	$\frac{2\sigma}{\sqrt{n}}$	$m \pm \sigma$	$\frac{2\sigma}{\sqrt{n}}$	$m \pm \sigma$	$\frac{2\sigma}{\sqrt{n}}$
O. quadrimaculatus	63	0,56 ± 4,44	1,12	0,05 ± 0,38	0,09	0,12 ± 0,93	0,23
O. fierinensis	39	58,79 ± 6,42	2,06	2,32 ± 2,46	0,79	9,18 ± 0,83	0,26
O. grandidieri	40	51,92 ± 9,39	2,97	—0,22 ± 2,46	0,78	9,00 ± 1,24	0,39
O. saxicola	47	50,30 ± 6,50	1,90	—1,10 ± 2,31	0,67	8,75 ± 0,96	0,28

Analyse hiérarchique : matrice des distances interspécifiques.

	4	5	6
3	58,97	52,12	50,50
4		7,33	9,16
5			1,86

Source : MNHN, Paris

3° Conclusions.

De cette étude biométrique, on peut dégager les considérations suivantes :

1 - Quand on ne considère que les Oplures ayant permis à la fois les quatre mensurations, la réduction des effectifs n'affecte que très peu les moyennes des rapports morphologiques (tableau 15) et suggère un ordre de grandeur pour un échantillon représentatif de ces lézards.

2 - Nous avons testé séparément l'influence de la section et de la longueur de la queue rapportée à celle du corps. Rappelons, qu'outre son intérêt systématique, le rapport l/h est un paramètre important pour apprécier les tendances adaptatives vers un habitat constitué par d'étroites fissures; la longueur relative de la queue (L') permet d'apprécier sa tendance au raccourcissement chez les Oplures arboricoles, chez lesquels elle joue le rôle d'organe protecteur et locomoteur :

— Les dimensions relatives de la section de la queue (et du corps) montrent qu'*O. quadrimaculatus* est proche des Oplures arboricoles, les autres Oplures rupicoles étant beaucoup plus aplatis.

— Le paramètre longueur relative de la queue, associé au précédent, permet, au contraire, de séparer nettement les deux Oplures arboricoles des Oplures rupicoles.

Cette étude biométrique montre qu'*O. quadrimaculatus* occupe une position intermédiaire entre les Oplures rupicoles et arboricoles. A partir de cette espèce, deux voies évolutives se dégagent : d'une part, l'aplatissement du corps chez les autres Oplures rupicoles, avec des affinités très fortes entre *O. grandidieri* et *O. saxicola*, d'autre part, le raccourcissement de la queue chez les Oplures arboricoles. C'est ce que nous allons vérifier en étudiant les affinités des deux genres d'Iguanidés malgaches.

II-3 : *Affinités des deux genres* Chalarodon *et* Oplurus.

Dans le genre *Chalarodon* seules les longueurs du corps et de la queue ont été mesurées. La section au niveau du cloaque est circulaire chez les femelles, quadrangulaire chez les mâles, les hémipénis provoquant un renflement bien visible; largeur et hauteur sont sensiblement égales.

— 1 - La figure 22 représente la distribution du rapport $R_1 = \frac{L'}{L}$ (tableau 16) chez les différentes espèces d'Iguanidés malgaches.

La position de *Chalarodon* proche des Oplures rupicoles indique que l'évolution a dû consister en un raccoursissement de la queue chez les Oplures arboricoles.

— 2 - Si l'on admet une parenté entre les deux genres malgaches, il est clair que l'évolution s'est faite dans le sens d'un aplatissement du corps chez les Oplures rupicoles. La distribution du rapport $R_2 = \frac{h}{l}$ (tableau 17) montre une très nette évolution vers l'aplatissement : ce rapport voisin de 0,9 chez les Oplures arboricoles — comme chez *Chalarodon* — diminue fortement (environ 0,5) chez les Oplures rupicoles spécialisés. *O. quadrimaculatus* occupe, ici, une position intermédiaire

Source : MNHN, Paris

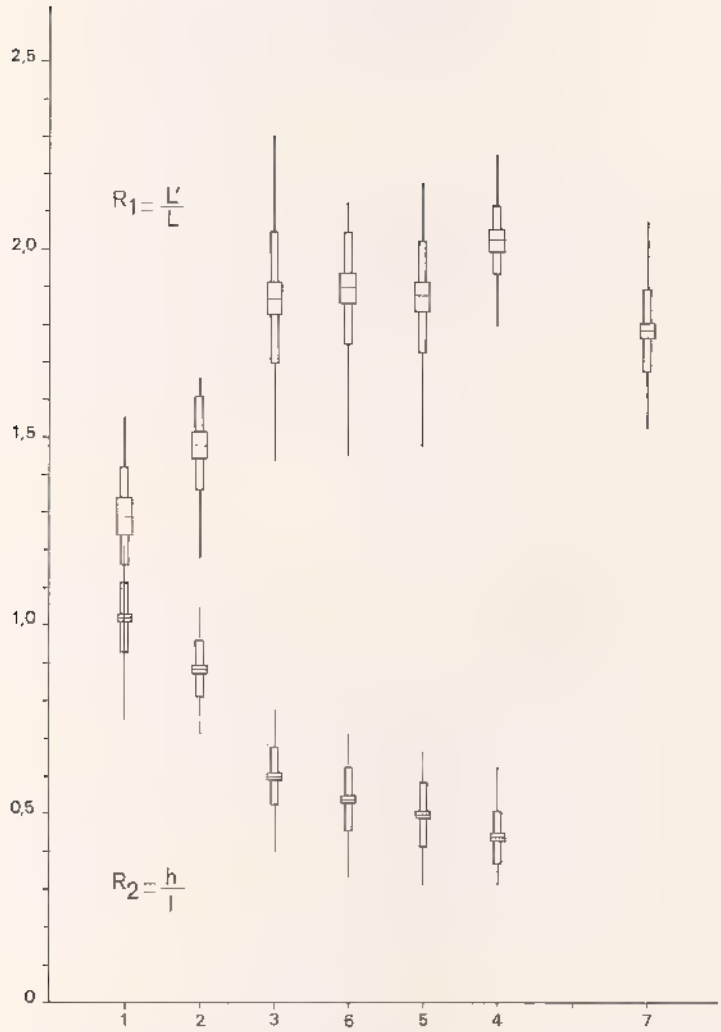


Fig. 22 : Distribution des rapports $R_1 = \frac{L'}{L}$ et $R_2 = \frac{h}{l}$ chez les Iguanidés malgaches.

Légende : voir figure 20; 7 : *Chalarodon madagascariensis*. On a indiqué successivement la moyenne, l'erreur-standard, l'écart-type et l'amplitude totale de variation.

proche de ces derniers. Il nous a paru intéressant de vérifier quelle contribution chacun des deux facteurs l et h apportaient respectivement à cet aplatissement.

La distribution du rapport $R_3 = \frac{l}{L}$ (tableau 18) montre une augmentation sensible de la largeur relative de la queue des Oplures arboricoles vers les Oplures rupicoles (fig. 23). Cette évolution est parallèle à celle du rapport $R_4 = \frac{h}{L}$ (tableau 19)

Source : MNHN, Paris

Tableau 16 : Valeur et distribution du rapport $R_1 = \frac{L'}{L}$ chez les Iguanidés malgaches.

Espèces	Effectif	Rapport $R_1 = \frac{L'}{L}$				
		Moyenne	Maximum	Minimum	Ecart-type	Erreur-standard
O. cyclurus	26	1,293	1,556	1,019	0,131	0,026
O. c. cuvieri	43	1,483	1,664	1,180	0,124	0,019
O. quadrimaculatus	63	1,873	2,302	1,448	0,176	0,022
O. fierinensis	39	2,030	2,268	1,809	0,091	0,014
O. grandidieri	40	1,880	2,185	1,484	0,147	0,021
O. saxicola	47	1,900	2,185	1,467	0,151	0,022
Chalarodon madagascariensis	166	1,785	2,083	1,532	0,112	0,009

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 17 : Valeur et distribution du rapport $R_2 = \frac{h}{l}$ chez les Oplures.

ESPÈCES	Effectif	Rapport : $R_2 = \frac{h}{l}$					Equation de la droite de régression $h = f(l)$	Coefficient de corrélation
		Moyenne	Maximum	Minimum	Ecart-type	Erreur-standard		
O. cyclurus	53	0,929	1,214	0,750	0,095	0,013	$h = 1,006\ l - 0,79$	0,94
O. c. cuvieri	60	0,884	1,048	0,714	0,075	0,010	$h = 0,925\ l - 0,47$	0,98
O. quadrimaculatus	93	0,600	0,779	0,400	0,076	0,008	$h = 0,573\ l + 0,39$	0,88
O. fierinensis	67	0,440	0,625	0,313	0,068	0,008	$h = 0,379\ l + 0,62$	0,85
O. grandidieri	74	0,501	0,667	0,313	0,085	0,010	$h = 0,483\ l + 0,12$	0,91
O. saxicola	66	0,543	0,714	0,333	0,086	0,011	$h = 0,424\ l + 1,09$	0,90

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 18 : Valeur de distribution du rapport $R_3 = \frac{l}{L}$ chez les Oplures.

ESPÈCES	Effectif	Rapport : $R_3 = \frac{l}{L}$					Equation de la droite de régression $l = f(L)$	Coefficient de corrélation
		Moyenne	Maximum	Minimum	Ecart-type	Erreur-standard		
O. cyclurus	53	0,129	0,179	0,100	0,015	0,002	l = 0,139 L — 0,79	0,92
O. c. cuvieri	60	0,128	0,157	0,092	0,016	0,002	l = 0,158 L — 2,70	0,98
O. quadrimaculatus	93	0,149	0,179	0,120	0,012	0,001	l = 0,173 L — 2,40	0,96
O. fierinensis	67	0,155	0,176	0,105	0,015	0,002	l = 0,192 L — 2,59	0,98
O. grandidieri	74	0,151	0,208	0,104	0,019	0,002	l = 0,182 L — 2,13	0,96
O. saxicola	66	0,147	0,200	0,114	0,018	0,002	l = 0,184 L — 2,34	0,96

Source : MNHN, Paris

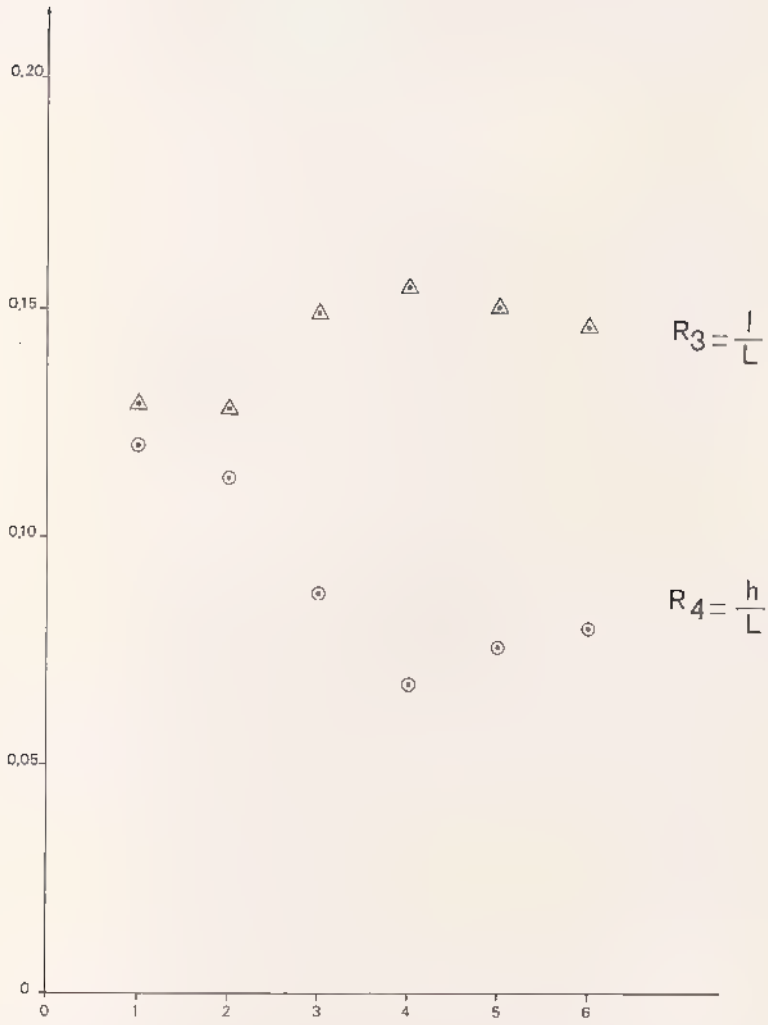


Fig. 23 : Valeurs moyennes des rapports $R_3 = \frac{l}{L}$ et $R_4 = \frac{h}{L}$ dans le genre *Oplurus*.

Légende : voir figure 20.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 19 : Valeur et distribution du rapport $R_4 = \frac{h}{L}$ chez les Oplures.

ESPÈCES	Effectif	Rapport : $R_4 = \frac{h}{L}$					Equation de la droite de régression $h = f(L)$	Coefficient de corrélation
		Moyenne	Maximum	Minimum	Ecart-type	Erreur-standard		
O. cyclurus	53	0,120	0,165	0,080	0,018	0,003	h = 0,145 L — 2,04	0,90
O. c. cuvieri	60	0,113	0,151	0,076	0,018	0,002	h = 0,147 L — 3,06	0,96
O. quadrimaculatus	93	0,088	0,108	0,056	0,012	0,001	h = 0,101 L — 1,28	0,87
O. fierinensis	67	0,068	0,097	0,049	0,009	0,001	h = 0,076 L — 0,58	0,87
O. grandidieri	74	0,076	0,123	0,051	0,016	0,002	h = 0,085 L — 0,71	0,85
O. saxicola	66	0,080	0,109	0,053	0,012	0,001	h = 0,076 L + 0,14	0,86

Source : MNHN, Paris

traduisant un aplatissement relatif de la base de la queue. L'apparence déprimée des Oplures rupicoles les plus spécialisés est due, en partie, à un élargissement mais surtout à un aplatissement relatifs de la base de la queue, en fait du corps tout entier qui subit les mêmes tendances évolutives.

Nous mettons donc en évidence deux tendances évolutives imposées par l'habitat. Les Oplures rupicoles ont tenté d'occuper des fissures de plus en plus étroites où ils ne subissaient pas la concurrence d'*O. quadrimaculatus*, notamment, et trouvaient une meilleure protection contre leurs prédateurs. Les Oplures arboricoles et plus particulièrement *O. cyclurus* ont manifesté une tendance à tranformer leur queue en un organe défensif et locomoteur par le développement de cycles d'épines acérées, saillantes et un raccourcissement qui la rend moins effilée (chez la moitié des individus d'*O. cyclurus* son extrémité est mutilée).

III. — Hémipénis

Des descriptions données dans la première partie, il ressort un certain nombre de similitudes qui permettent de dégager les caractéristiques fondamentales de l'hémipénis des différents Iguanidés malgaches, et de préciser leurs affinités.

III-1 : *Caractères communs à toutes les espèces.*

Chez tous les Iguanidés de Madagascar, l'hémipénis est un organe :

— simple;

— dilaté à son extrémité apicale;

— dépourvu d'épines, languettes ou appendices filiformes, mais ornementé uniquement d'un système cellulaire. Ce système est composé de petites cellules polygonales et de grandes cellules allongées transversalement, à rebords saillants, formant des collerettes. Il existe tous les intermédiaires entre les deux types cellulaires;

— à pédoncule toujours différencié et sans ornementation;

— à apex pourvu de deux dômes apicaux, séparés par une commissure en forme de gouttière et déterminant deux renflements sur la face postérieure du corps; il existe toujours sur cette face un troisième renflement médian, au-dessous des deux précédents;

— à sillon spermatique simple, profond, bordé d'une zone dépourvue d'ornementation;

— à face apicale inclinée d'avant en arrière (la face postérieure étant la plus haute).

Chez *Oplurus*, l'éperon médian postérieur est homologue des lèvres postérieures de *Chalarodon*. Cet éperon détermine le quatrième renflement médian distal sur la face postérieure et la forme bifurquée de la gouttière apicale. La fusion des lèvres postérieures donne un apex passant de la forme bilobée à une forme subcaliciforme.

III-2 : *Différences interspécifiques.*

Elles sont groupées dans le tableau 20.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 20 : Particularités morphologiques des hémipénis.

Éléments de comparaison	OPLURUS						CHALARODON
	cyclurus	*c. cuvieri*	*quadrimaculatus*	*fierinensis*	*grandidieri*	*saxicola*	*madagascariensis*
Forme générale	bulbeux	claviforme	bulbeux	claviforme	bulbeux	fortement bulbeux	subcylindrique
Taille/longueur corps de l'animal	15/102 = 0,15	20/126 = 0,15	17/123 = 0,14	11,5/98 = 0,12	17,5/115 = 0,15	11,5/109 = 0,11	10/75 = 0,13
Pédoncule							
Longueur/taille HP	0,4	0,5	0,5	0,4	0,5	0,4	0,1
Corps							
Sillon — forme	étroit	étroit	large	large	large	large	étroit
Sillon — disposition	rectiligne axial	rectiligne oblique	hélicoïdal	hélicoïdal	subhélicoïdal	hélicoïdal	rectiligne axial
Auricules	longues	longues	réduites	—	—	—	longues
Crête au-dessous des auricules	faible	faible	—	—	—	—	forte
Face antérieure (forme)	plane	convexe	plane	plane	convexe	convexe	plane
Collerettes (nombre)	13	9 à 12	6-7 à 12	12	10-13	6-7	6-7
Lèvres postérieures	—	—	—	—	—	—	+
Taille des cellules polygonales	moyennes à petites	grandes à petites	petites	très petites	très petites	très petites	grandes à petites
Étendue du réseau cellulaire	étendu (face postérieure)	limité	réduite	réduit	assez étendu	assez étendu	étendu
Rapport des diamètres transversaux apex/base	1,5	2,5	1,5	1,8	1,9	1,6	1,5
Apex							
Forme	semi-circulaire	ovale	semi-circulaire	semi-circulaire	ovale	ovale	quadrangulaire
Type	bilobé	caliciforme	bilobé	bilobé (caliciforme)	bilobé	bilobé (caliciforme)	bilobé
Rapport des diamètres	2,1	1,6	1,8	1,6	1,5	2,0	1,1
Éperon médian postérieur							
— taille	présent	présent	présent	présent	présent	présent	absent
— forme	bifide	impair	bifide	bifide	bifide	bifide	—
Dômes apicaux :							
— forme	hémisphériques	latéraux	hémisphériques	hémisphériques	hémisphériques	hémisphériques	allongés
— ornementation	légères rugosités	lisse	crêtes sinueuses	petites rugosités	crêtes polygonales	lisse	légères rugosités
— taille	saillants	peu saillants	saillants	peu saillants	saillants	peu saillants	peu saillants
Gouttière apicale (forme)	en Y	en V	en Y	en Y	en V	en V	simple
Bourrelet périphérique	—	+	+	faible	+	—	+
Lèvres antérieures	bien développées	bien développées	peu développées	← peu développées →			bien développées

Source : MNHN, Paris

III-3 : *Affinités.*

De l'analyse des éléments de comparaison ci-dessus, nous pouvons dégager, sur les deux plans générique et spécifique, les affinités suivantes :

a) Au niveau générique.

Nous pouvons maintenant, aux similitudes déjà rassemblées plus haut (page 115), ajouter, avec une certaine probabilité, les caractères suivants :

présence de deux auricules,
face antérieure plane,
crête au-dessous des auricules,
forme subcylindrique,
sillon rectiligne et étroit,
lèvres antérieures bien développées.

Ce grand nombre de caractères communs dans la morphologie de leur hémipénis oppose les Iguanidés à tous les autres Lézards malgaches que nous avons observés, et établit des affinités étroites entre les deux genres.

Les principales différences sont les suivantes :

	Oplurus	*Chalarodon*
Pédoncule	long	très court
lèvres postérieures	absentes	présentes
Éperon médian postérieur	présent	absent
Gouttière apicale	bifurquée	simple
Région apicale	plus large que profonde	quadrangulaire

On note chez *Oplurus* une tendance à l'élargissement de l'apex et une réduction de l'ornementation, d'ailleurs moins symétrique, qui donne un pédoncule plus long.

b) Au niveau spécifique.

Nous examinerons, ici, les différences entre les espèces d'Oplures. Deux groupes s'opposent :

	O. cyclurus et *O. c. cuvieri*	*autres*
Sillon	étroit rectiligne	large hélicoïdal
Lèvres antérieures	bien développées	réduites ou nulles
Crête au-dessous des auricules	présente	absente

Nous retrouvons donc l'opposition entre Oplures arboricoles et Oplures rupicoles.

Source : MNHN, Paris

Oplures arboricoles : On note une tendance à l'élargissement de la région apicale qui devient subcaliciforme chez *O. c. cuvieri*. C'est *O. cyclurus* qui conserve le plus de caractères communs avec l'hémipénis moyen que nous avons défini ci-dessus :

	O. cyclurus	*O. c. cuvieri*
Forme générale	bulbeux	claviforme
Apex	*bifide (1)	caliciforme
Direction du sillon	*axiale (1)	oblique
Face antérieure	*plane (1)	convexe
Dômes apicaux	saillants	*peu saillants (1)

Oplures rupicoles : Leurs relations sont rassemblées dans la figure 24.

Les affinités sont particulièrement marquées entre *O. saxicola* et *O. fierinensis*. *Oplurus quadrimaculatus* conserve le plus de caractères plésiomorphes.

III-4 : *Conclusions.*

L'analyse d'une quarantaine de caractères morphologiques de l'hémipénis des Iguanidés malgaches a mis en évidence de nombreuses similitudes. Ces ressemblances nous paraissent suffisamment importantes — malgré quelques différences au niveau générique — pour plaider en faveur d'une origine commune aux deux genres *Oplurus* et *Chalarodon*. Une vingtaine de caractères, dont la probabilité a été discutée, définiraient la morphologie de l'hémipénis ancestral.

Les différences interspécifiques dans le genre *Oplurus*, confirment la scission entre arboricoles et rupicoles.

Parmi ces derniers, c'est *O. quadrimaculatus* qui conserve le plus grand nombre de caractères primitifs, bien qu'il soit moins proche de *Chalarodon madagascariensis* que ne l'est *O. cyclurus*. Les affinités entre *O. fierinensis* et *O. saxicola* sont les plus fortes.

IV. — Squelette céphalique (pl. IX à XV)

Nous limiterons notre étude à l'ostéologie crânienne. Notre but est, ici encore, d'établir des comparaisons, d'une part entre les deux genres *Chalarodon* et *Oplurus*, d'autre part entre les différentes espèces du genre *Oplurus*. Le squelette céphalique nous a paru particulièrement apte à rendre compte des tendances évolutives mises en évidence en étudiant la morphologie externe de ces Lézards.

IV-1 : *Matériel et méthodes.*

Nous avons préparé, par des dissections alternées avec des macérations, le squelette céphalique (crâne et mandibule), de 24 spécimens adultes : 2 mâles et 2 femelles pour chacune des six espèces malgaches d'Oplures (tableau 21). A l'aide

(1) Les caractères précédés d'un astérisque sont communs avec le genre *Chalarodon*.

Source : MNHN, Paris

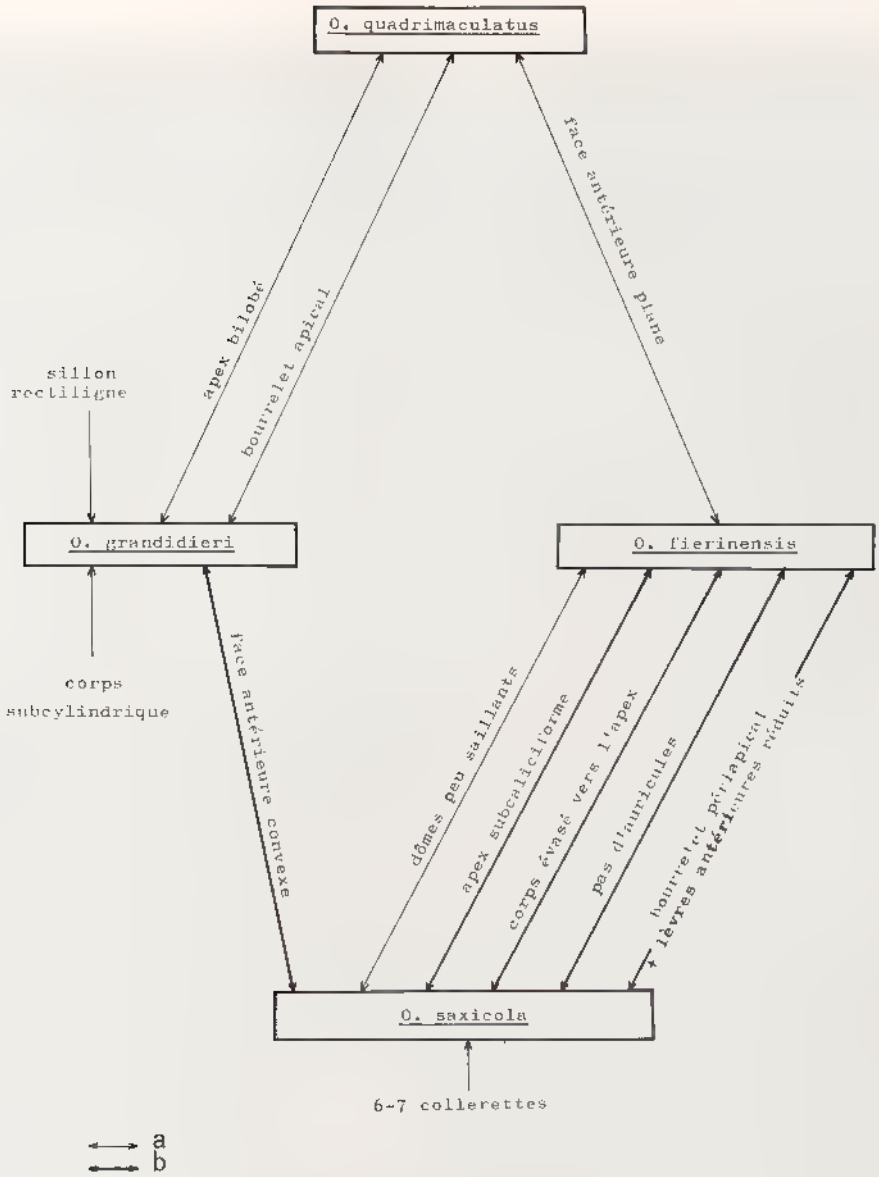
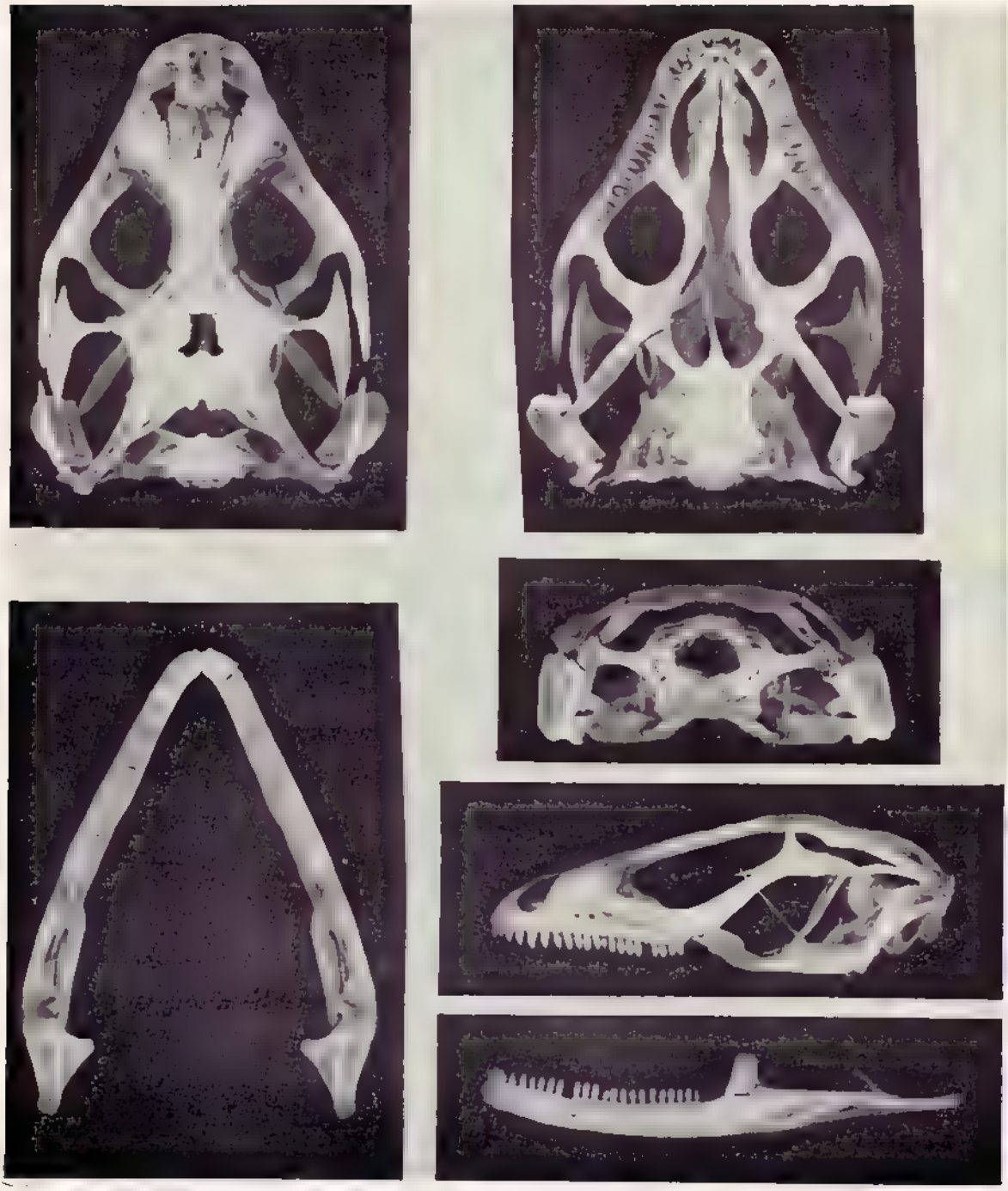


Fig. 24 : Affinités morphologiques entre les hémipénis des quatre Oplures rupicoles. a) caractères plésiomorphes; b) caractères évolués.

d'un compas à balustre, trois mensurations ont été effectuées : longueur du crâne (C), dans le plan sagittal de l'extrémité du museau au condyle occipital; largeur (c) et hauteur (H), dans leur plus grande dimension. Les pesées ont été réalisées sur pièces anatomiques desséchées à l'étuve à 90-100°C.

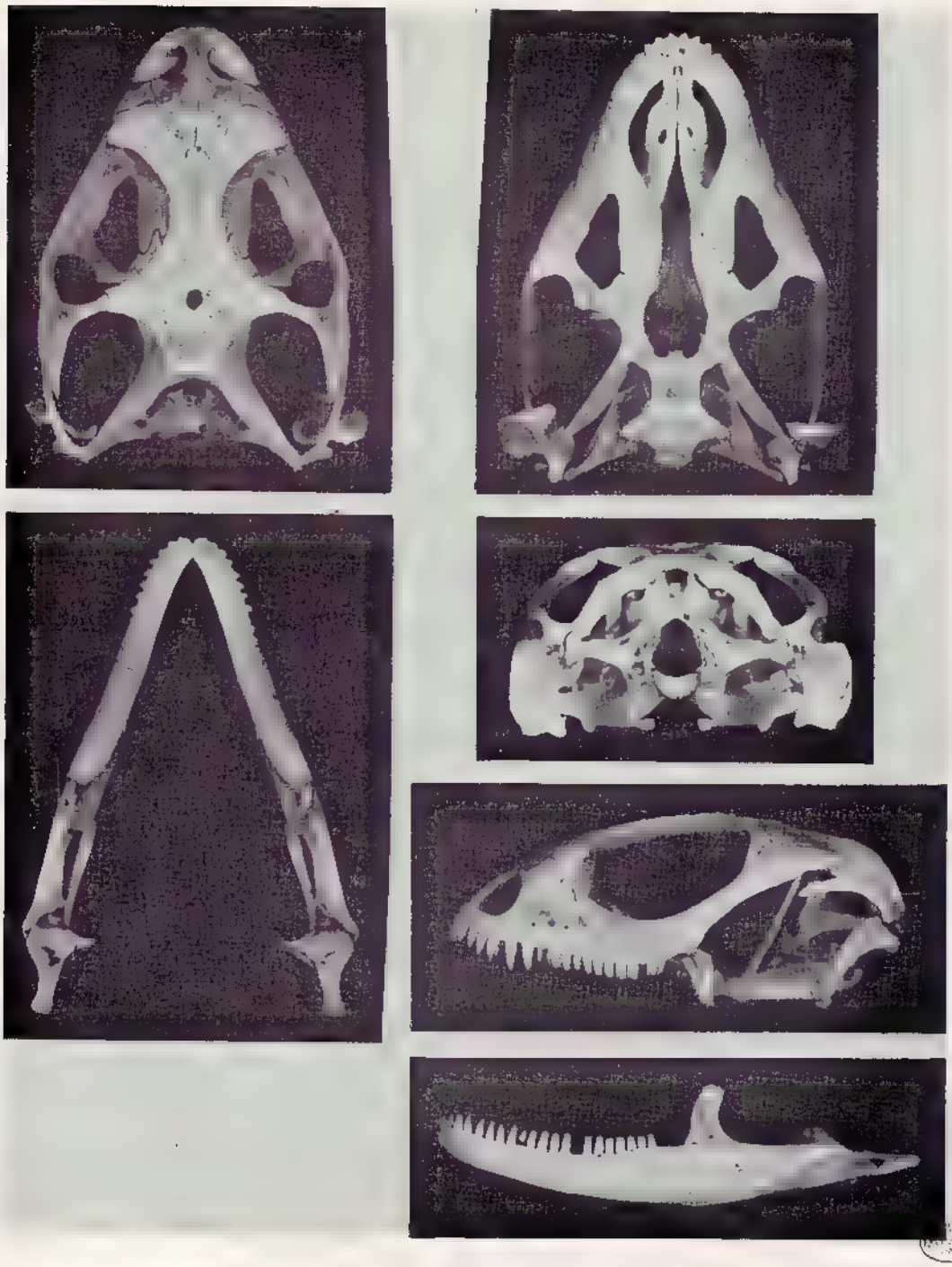
Les données concernant le squelette céphalique de *Chalarodon* sont extraites d'une précédente étude de l'ensemble de son ostéologie (C.P. Blanc, 1965).

Source : MNHN, Paris



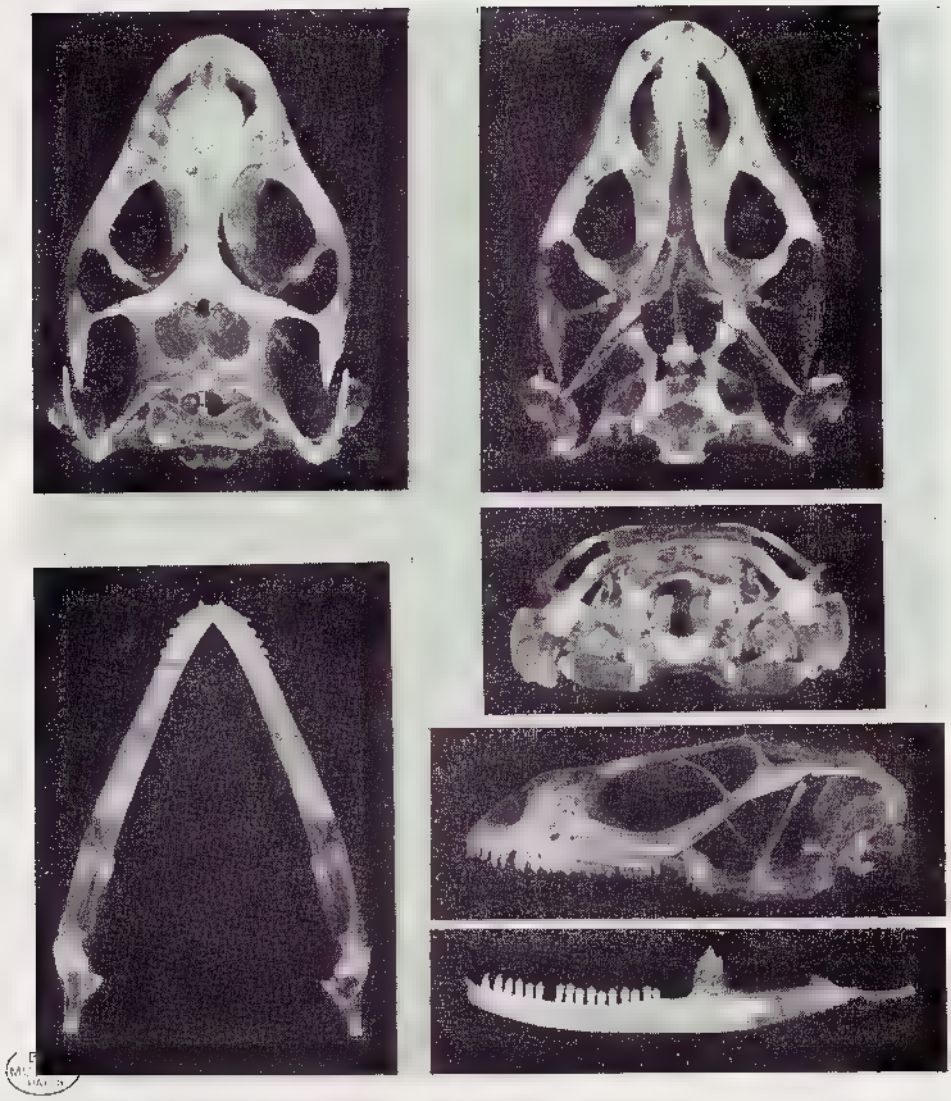
Pl. IX : Squelette céphalique d'*Oplurus cyclurus*.

Source : MNHN, Paris



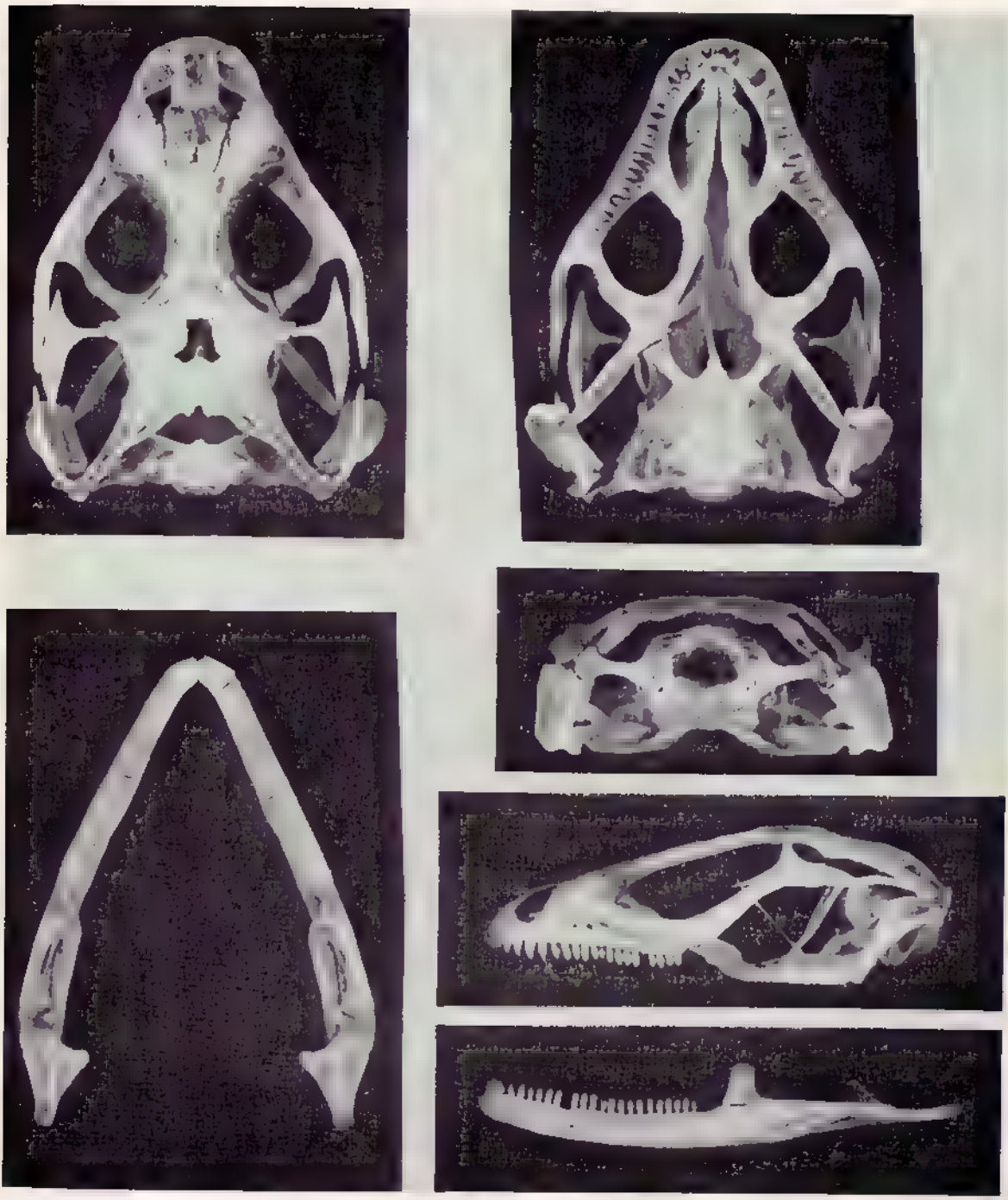
Pl. X : Squelette céphalique d'*Oplurus c. cuvieri.*

Source : MNHN, Paris



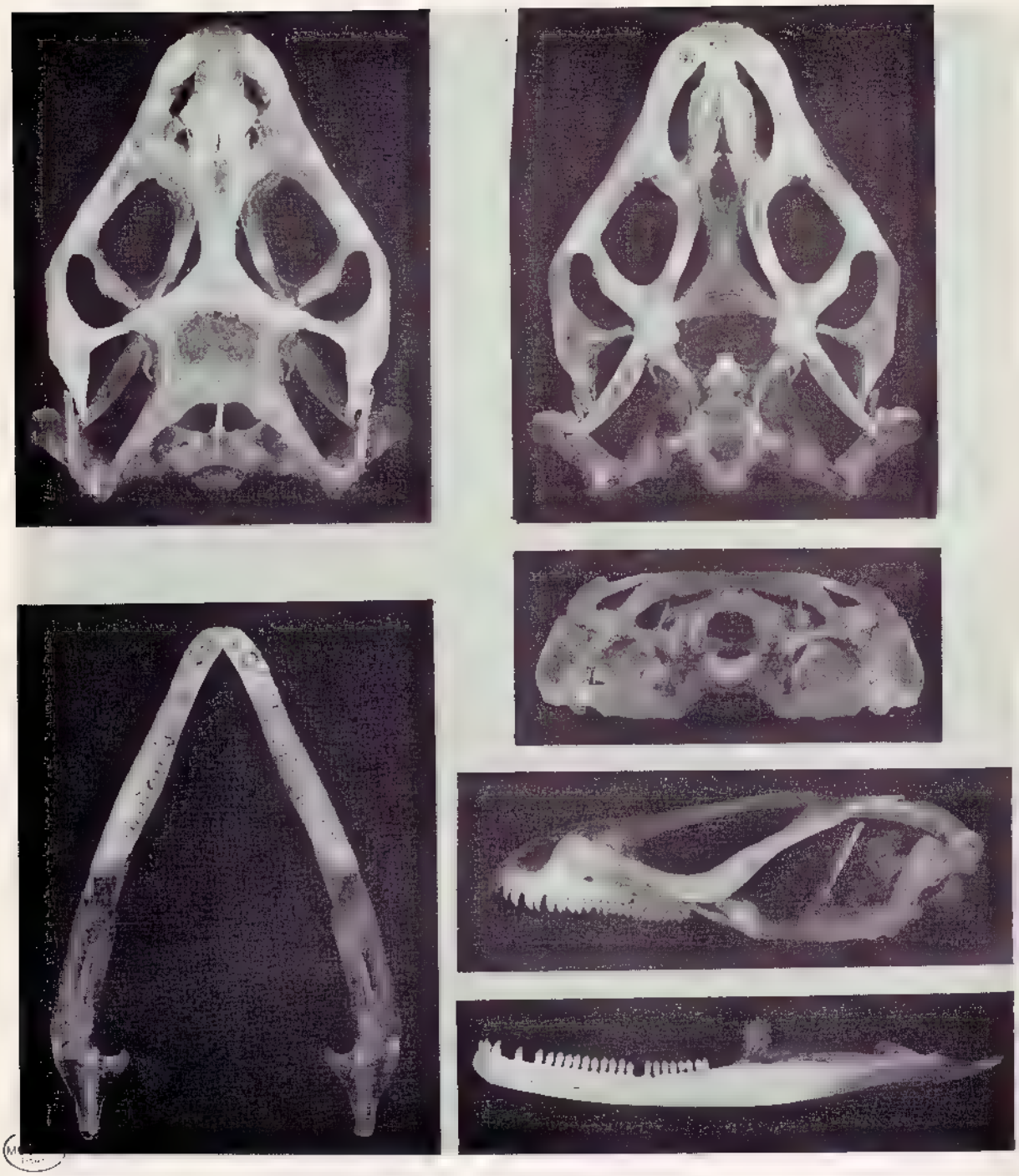
Pl. XI : Squelette céphalique d'*Oplurus quadrimaculatus*.

Source : MNHN, Paris



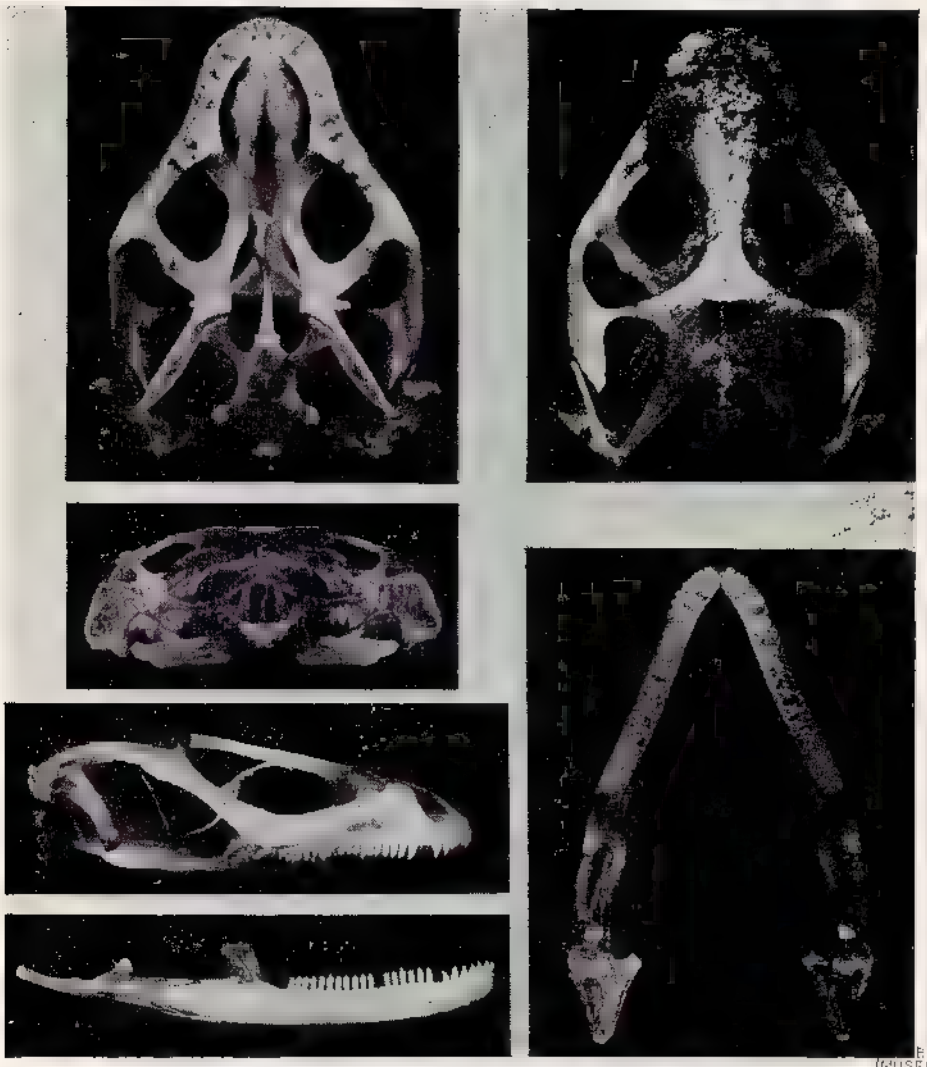
Pl. XII : Squelette céphalique d'*Oplurus fierinensis*.

Source : MNHN, Paris



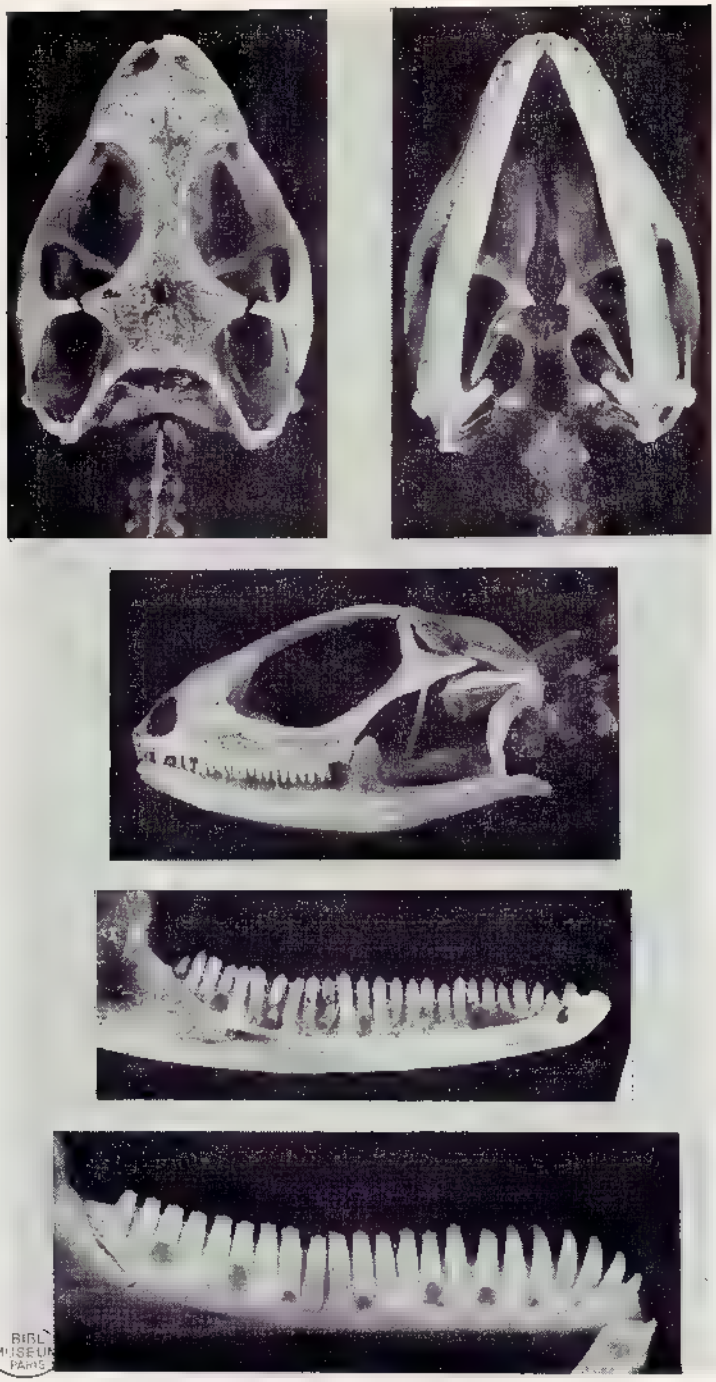
Pl. XIII : Squelette céphalique d'*Opiurus grandidieri*.

Source : MNHN, Paris



Pl. XIV : Squelette céphalique d'*Oplurus saxicola*.

Source : MNHN, Paris



BIBL. MUSEUM PARIS

Pl. XV : Squelette céphalique de *Chalarodon madagascariensis* et comparaison de sa denture avec celle d'*Opluruus c. cuvieri* (cliché inférieur) montrant, chez ce dernier, la disparition des cuspides latérales sur les dents antérieures.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 21 : Caractéristiques des spécimens utilisés pour l'étude du squelette céphalique.

ESPÈCES	Sexe	Code	Référence N°	Dimensions (mm)		Origine		Date	Poids (g)
				Corps (1)	Queue (2)	Localité	Région		
O. cyclurus	♂	C 1	49	93	—	Tuléar	Sud-Ouest	avril 1970	34,18
		C 2	100	119	—	Tuléar	Sud-Ouest	avril 1970	50,86
	♀	C 3	51	97	—	Tuléar	Sud-Ouest	avril 1970	—
		C 4	69	97	—	Tuléar	Sud-Ouest	mars 1970	36,97
O. c. cuvieri	♂	Sb 1	1	127	194	Ambato-Boeni	Ouest	décembre 1969	—
		Sb 2	61	129	171	Majunga	Ouest	février 1970	66,62
	♀	Sb 3	2	127	—	Anjohibe	Ouest	décembre 1969	—
		Sb 4	57	120	—	Ankarafantsika	Ouest	février 1970	—
O. quadrimaculatus	♂	Q 1	40	124	204	Ambalamanakana	Centre	janvier 1970	58,68
		Q 2	60	103	152	Ambalamanakana	Centre	février 1970	29,20
	♀	Q 3	50	120	200	Ambalamanakana	Centre	janvier 1970	55,08
		Q 4	56	117	185	Ambalamanakana	Centre	février 1970	31,20
O. fierinensis	♂	F 1	46	93	—	Antaikoaka	Sud-Ouest	janvier 1970	—
		F 2	94	95	189	Tuléar	Sud-Ouest	avril 1970	—
	♀	F 3	48	91	—	Tuléar	Sud-Ouest	février 1970	19,04
		F 4	73	79	121	Antaikoaka	Sud-Ouest	mars 1970	13,21
O. grandidieri	♂	G 1	9	110	182	Ihosy	Centre-Sud	janvier 1970	—
		G 2	76	107	146	Ihosy	Centre-Sud	mars 1970	33,50
	♀	G 3	11	115	—	Ihosy	Centre-Sud	janvier 1970	—
		G 4	66	93	169	Ihosy	Centre-Sud	février 1970	—
O. saxicola	♂	Sx 1	19	103	—	Tsiombe	Sud	janvier 1970	26,81
		Sx 2	68	101	123	Tsiombe	Sud	février 1970	32,43
	♀	Sx 3	17	93	163	Tsiombe	Sud	janvier 1970	21,80
		Sx 4	58	94	—	Tsiombe	Sud	février 1970	—

(1) Longueur du corps (L) mesurée de l'extrémité du museau, tête en extension, au cloaque.

(2) Longueur de la queue (L') du cloaque à son extrémité (le signe — indique que celle-ci est soit cassée, soit régénérée).

Source : MNHN, Paris

Tableau 22 : Relations linéaires entre les crânes osseux des Oplures.

Espèces	Sexe	Code	Mensuration (mm)			Rapports					
			Longueur (C)	Largeur (c)	Hauteur (H)	C/c	Moyennes	C/H	Moyennes	c/H	Moyennes
O. cyclurus	♂	C 1	25	17	11	1,47	1,48	2,27	2,41	1,55	1,62
		C 2	25,5	17	10	1,50		2,55		1,70	
	♀	C 3	22	14,5	9	1,52	1,52	2,44	2,50	1,61	1,64
		C 4	23	15	9	1,53		2,56		1,67	
O. c. cuvieri	♂	Sb 1	31	21,5	13,5	1,44	1,40	2,30	2,35	1,59	1,67
		Sb 2	30	22	12,5	1,36		2,40		1,76	
	♀	Sb 3	30	21	12	1,43	1,40	2,50	2,39	1,75	1,71
		Sb 4	27,5	20	12	1,37		2,29		1,67	
O. quadrimaculatus	♂	Q 1	28	18,5	9,5	1,51	1,52	2,95	2,83	1,95	1,85
		Q 2	23	15	8,5	1,53		2,71		1,76	
	♀	Q 3	25	17	8,5	1,47	1,47	2,94	2,84	2,00	1,93
		Q 4	22	15	8	1,47		2,75		1,87	
O. fierinensis	♂	F 1	21	15	7	1,40	1,40	3,00	3,00	2,14	2,14
		F 2	21	15	7	1,40		3,00		2,14	
	♀	F 3	20,5	14	6,5	1,46	1,44	3,15	3,25	2,15	2,25
		F 4	18,5	13	5,5	1,42		3,36		2,36	
O. grandidieri	♂	G 1	25	19	8	1,32	1,33	3,12	3,12	2,37	2,35
		G 2	23,5	17,5	7,5	1,34		3,13		2,33	
	♀	G 3	26	19	8,5	1,37	1,38	3,06	3,28	2,24	2,37
		G 4	21	15	6	1,40		3,50		2,50	
O. saxicola	♂	Sx 1	23,5	16	7	1,47	1,44	3,36	3,36	2,29	2,32
		Sx 2	23,5	16,5	7	1,42		3,36		2,35	
	♀	Sx 3	21	15	7	1,40	1,43	3,00	3,21	2,14	2,23
		Sx 4	20,5	14	6	1,46		3,42		2,33	

Source : MNHN, Paris

IV-2 : *Résultats.*

Étude comparative des différentes espèces du genre *Oplurus.*

1° Forme générale.

L'aspect général du squelette céphalique est sensiblement différent au niveau spécifique dans le genre *Oplurus* : chez *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus*, le crâne osseux est régulièrement ovoïde; dans les autres espèces à tête aplatie, le museau est nettement marqué, dans le plan horizontal par un resserrement en avant des orbites et, dans le plan sagittal par un frontal nettement aplati, alors qu'il est bombé dans les deux espèces précédentes. En outre, l'examen de nos préparations met en évidence des différences dans leurs dimensions relatives et l'aspect plus ou moins massif de leurs constituants.

a) Étude des relations linéaires (tableau 22).

Le tableau 22 montre que le rapport C/c entre la longueur et la largeur maximales du crâne osseux varie, d'une espèce à l'autre et entre les deux sexes, de 1,32 à 1,52 soit au total de 15 %. Compte tenu des variations individuelles, ce rapport est donc relativement constant dans le genre *Oplurus* (moyenne : 1,43). Par contre, la hauteur est un facteur de variation beaucoup plus sensible. Le graphique (fig. 25) représente les variations de la hauteur H du crâne en fonction de sa largeur relative (c/H). (Remarquons qu'un graphique très analogue et les mêmes conclusions s'obtiendraient en représentant les variations de H en fonction de la longueur relative C/H).

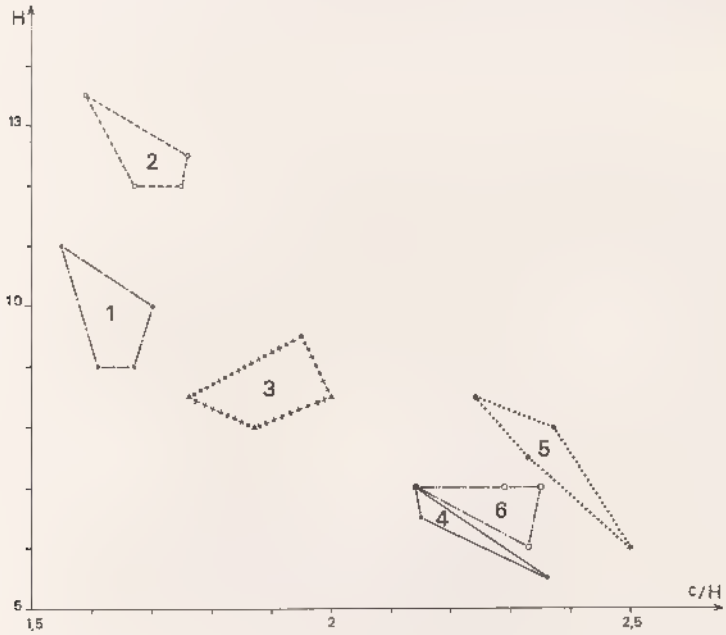


Fig. 25 : Rapport entre la hauteur (H) du crâne et sa largeur relative (c/H) chez les Oplures. Légende : voir figure 15.

Source : MNHN, Paris

Tableau 23 : Relations pondérales entre les crânes osseux des Oplures.

Espèces	Sexe	Code	Poids (mg)			Rapport			Volume apparent C.c.H (mm³)	Rapport		
			Crâne (Cr)	Mandibule (Md)	Cr + Md	Cr / Md	Moyennes			Cr + Md (µg) / C.c.H (mm³)	Moyennes	
O. cyclurus	♂	C 1	441,3	246,0	687,3	1,794	1,70	1,64	4 675	147	145	125
		C 2	381,4	238,8	620,2	1,597			4 318	144		
	♀	C 3	242,0	149,0	391,0	1,624	1,58		2 871	101	106	
		C 4	209,5	136,0	345,5	1,540			3 455	111		
O. c. cuvieri	♂	Sb 1	825,1	501,0	1 326,1	1,647	1,61	1,65	8 998	147	163	150
		Sb 2	902,0	575,1	1 477,1	1,568			8 250	179		
	♀	Sb 3	751,4	417,2	1 168,6	1,801	1,69		7 560	155	138	
		Sb 4	492,7	312,7	805,4	1,575			6 600	122		
O. quadrimaculatus	♂	Q 1	437,4	264,0	701,4	1,657	1,75	1,74	4 921	142	116	113
		Q 2	172,3	93,3	265,6	1,846			2 932	91		
	♀	Q 3	286,0	166,0	452,0	1,723	1,73		3 612	125	111	
		Q 4	163,0	93,8	256,8	1,737			2 640	97		
O. fierinensis	♂	F 1	164,4	94,0	258,4	1,749	1,71	1,75	2 205	117	130	116
		F 2	197,8	119,0	316,8	1,662			2 205	144		
	♀	F 3	122,0	68,8	190,8	1,773	1,79		1 865	102	103	
		F 4	88,0	48,5	136,5	1,814			1 323	103		
O. grandidieri	♂	G 1	333,0	204,9	537,9	1,625	1,64	1,72	3 800	142	142	145
		G 2	272,3	164,0	436,3	1,660			3 084	141		
	♀	G 3	422,5	280,8	703,3	1,861	1,80		4 199	167	148	
		G 4	156,0	89,4	245,4	1,744			1 890	130		
O. saxicola	♂	Sx 1	229,8	138,2	368,0	1,663	1,65	1,79	2 632	140	155	135
		Sx 2	287,3	174,5	461,8	1,646			2 714	170		
	♀	Sx 3	156,2	82,2	238,4	1,900	1,93		2 205	108	115	
		Sx 4	139,2	71,0	210,2	1,960			1 722	122		

Source : MNHN, Paris

Les trois espèces *Oplurus fierinensis*, *O. saxicola* et *O. grandidieri* sont particulièrement proches, avec la hauteur crânienne la plus faible et le rapport c/H le plus élevé. *O. quadrimaculatus* occupe une situation intermédiaire entre eux et les Oplures arboricoles : *O. cyclurus* et *O. c. cuvieri*, qui sont proches (rapport c/H le plus faible). *O. c. cuvieri* a la plus importante hauteur crânienne, même si l'on tient compte de la taille des individus (tableau 21).

b) Étude des relations pondérales (tableau 23).

Nous avons cherché à vérifier si l'aspect plus massif du crâne osseux d'*O. c. cuvieri* et d'*O. cyclurus*, et notamment de certains os comme le pariétal, correspond à des différences significatives dans les relations pondérales en établissant les deux rapports suivants :

— *Rapport entre le poids du crâne et le poids de la mandibule.*

Nous avons calculé, dans chaque espèce, la moyenne des rapports entre les poids secs du crâne et de la mandibule pour les mâles et les femelles. Les variations individuelles importantes (de 1,54 à 1,96) montrent que le dimorphisme sexuel n'intervient pas, et que les différences entre espèces ne sont pas significatives. Dans le genre *Oplurus*, ce rapport a pour moyenne : 1,72.

— *Rapport entre le poids du squelette céphalique et le « volume apparent » du crâne.*

Nous appelons « volume apparent » du crâne le produit de ses trois dimensions : longueur (C), largeur (c), hauteur (H) définies ci-dessus. Dans ce cas, nous avons encore des variations individuelles importantes. Il semble que ce rapport soit, en général, un peu plus élevé chez les mâles que chez les femelles. Mais l'aspect plus ou moins massif du crâne ne correspond pas à des différences sensibles dans le poids des pièces osseuses.

2° Étude détaillée de quelques éléments.

Il n'est pas dans notre propos de redécrire ici, intégralement, le squelette céphalique de chaque espèce d'Iguanidés. Nous avons préféré relever les différences essentielles en essayant, quand cela est possible, de les quantifier. Il nous a semblé plus intéressant de dégager les lignes évolutives à l'intérieur de ce genre et de voir comment elles se sont réalisées.

a) Crâne osseux et orifices (fig. 26).

Nous avons relevé les différences suivantes (planches IX à XV) :

● En vue dorsale :

— *Prémaxillaire :* Chez *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus* les prémaxillaires sont nettement en forme de T. L'épine médiane est toutefois moins longue que chez *Chalarodon*. Chez les Oplures rupicoles le prémaxillaire est subquadrangulaire, par élargissement de l'apophyse médiane dont l'extrémité encore nettement effilée chez *O. quadrimaculatus*, devient presque transversale chez les autres Oplures rupicoles.

— *Frontal :* Le frontal conserve sa forme remarquable avec deux apophyses transversales vers l'arrière et trois vers l'avant, qui encadrent les nasaux. Il est peu entaillé par l'orifice pariétal. Sa largeur entre les deux orbites est nettement plus faible chez les Oplures rupicoles que chez les arboricoles.

Source : MNHN, Paris

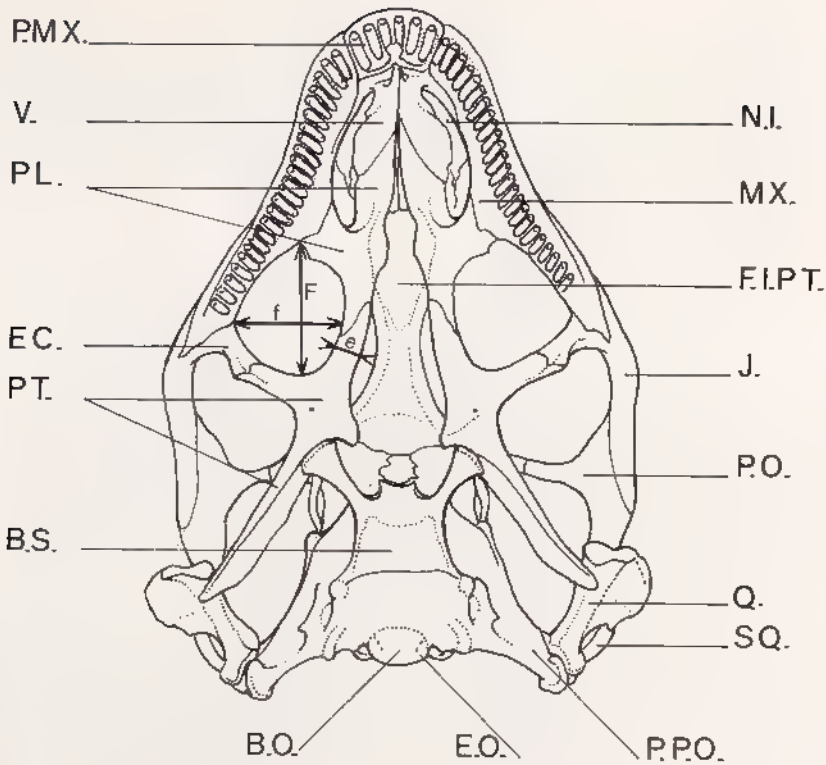


Fig. 26 *a* : Mensurations relevées sur la face ventrale et nomenclature des os du crâne (squelette céphalique d'*Oplurus grandidieri* femelle).

Légende : F et f = mensurations orthogonales des longueur et largeur maximales de la fenêtre sous-oculaire; e = largeur de l'apophyse antérieure du ptérygoïde; abréviations : B.O. = basi-occipital; B.S. : basisphénoïde; C.O. : condyle occipital ; C.P. : canal semi-circulaire postérieur; E. : épiptérygoïde; EC. : ectoptérygoïde; E.O. : exo-occipital; F.I.PT. : fente inter-ptérygoïdienne; F.M. : foramen magnum; F.P. : foramen pariétal; F.P.T. : fosse post-temporale; FR. : frontal; J. : jugal; L. : lacrymal; MX. : maxillaire; N. : nasal; N.E. : narine externe; N.I. : narine interne; ORB. : orbite; P. : pariétal; P. FR. : préfrontal; PL. palatin; P.MX. : prémaxillaire; P.O. : post-orbitaire; P.P.O. : processus para-occipital de l'opisthotique; PT. : ptérygoïde; Q. : carré; S.O. : supra-occipital; SQ. : squamosal; V. : vomer.

● En vue ventrale :

— *Arcade palatin-ptérygoïde :* Cette arcade limite vers l'intérieur la fenêtre sous-oculaire. Très large chez les Oplures arboricoles, avec une suture palatin-ptérygoïde longue, oblique et irrégulière, elle est arquée vers le plan sagittal, beaucoup plus étroite, avec une suture courte, chez les Oplures rupicoles. Là encore, *O. quadrimaculatus* occupe une position intermédiaire entre les deux groupes.

— *Fenêtre sous-orbitaire :* La fenêtre sous-orbitaire passe d'une forme subtriangulaire chez les Oplures arboricoles à une forme losangique chez les Oplures rupicoles.

Source : MNHN, Paris

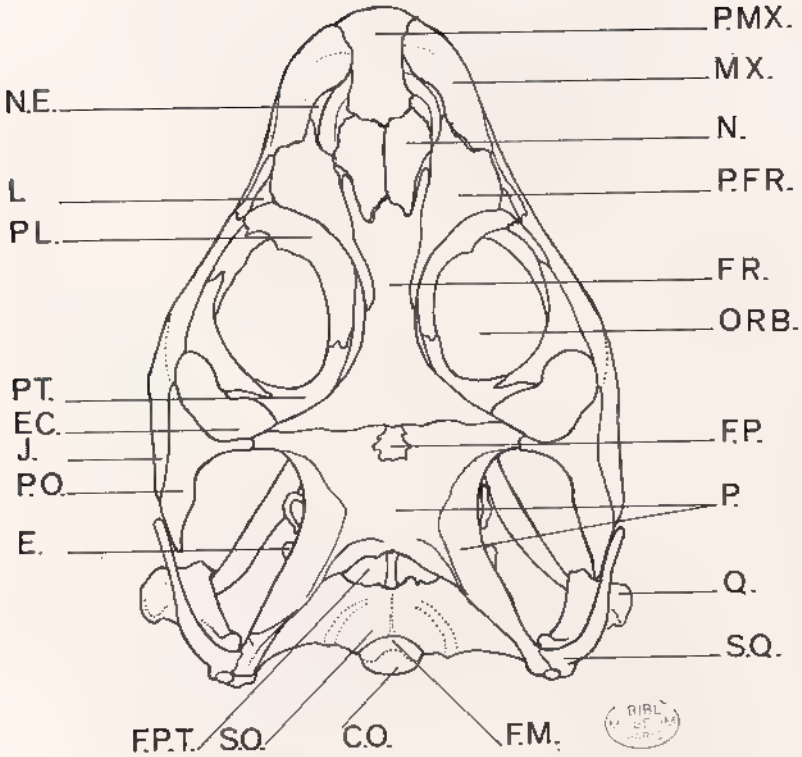


Fig. 26 *b* : Face dorsale du crâne d'*Oplurus grandidieri* femelle
Légende : voir figure 26 *a*.

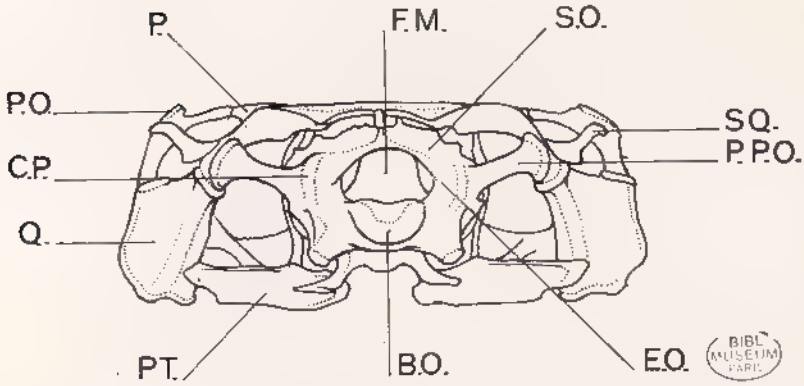


Fig. 26 *c* : Face postérieure du crâne d'*Oplurus grandidieri* femelle.
Légende : voir figure 26 *a*.

Source : MNHN, Paris

Tableau 24 : Relations linéaires sur la face ventrale des crânes osseux des Oplures.

Espèces	Sexe	Code	Fenêtre sous-oculaire — Mensurations — droite — Longueur (F)	Fenêtre sous-oculaire — Mensurations — droite — Largeur (f)	Fenêtre sous-oculaire — Mensurations — gauche — Longueur (F)	Fenêtre sous-oculaire — Mensurations — gauche — Largeur (f)	Fenêtre sous-oculaire — Rapports F/f — Droite	Fenêtre sous-oculaire — Rapports F/f — Gauche	Fenêtre sous-oculaire — Rapports F/f — Moyenne	Ptérygoïde Largeur (e) — Droite	Ptérygoïde Largeur (e) — Gauche	Largeur de la fenêtre (f) / Largeur du ptégygoïde (e) — Droite	Largeur de la fenêtre (f) / Largeur du ptégygoïde (e) — Gauche	Largeur de la fenêtre (f) / Largeur du ptégygoïde (e) — Moyenne	
O. cyclurus	♂	C 1	39	15	40	15	2,60	2,67	2,63	11	11	1,36	1,36	1,36	1,48
		C 2	51	22	52	23	2,32	2,26	2,29	21	22	1,05	1,05	1,05	
	♀	C 3	25	15,5	25	15	1,77	1,67	1,72	10	9,5	1,55	1,58	1,57	
		C 4	39,5	22	40	21	1,80	1,90	1,85	11	11	2,00	1,91	1,96	
O. c. cuvieri	♂	Sb 1	40	17	39,5	19	2,35	2,08	2,22	14,5	16	1,17	1,19	1,18	1,03
		Sb 2	46	19	46	17	2,42	2,71	2,56	22	22	0,86	0,77	0,82	
	♀	Sb 3	40	19,5	39,5	19,5	2,05	2,03	2,04	17	16	1,15	1,22	1,18	
		Sb 4	48	20	48,5	20	2,40	2,42	2,41	20	21,5	1,00	0,93	0,96	
O. quadrimaculatus	♂	Q 1	37,5	21	37	22	1,79	1,68	1,73	9,5	9,5	2,21	2,32	2,26	2,27
		Q 2	36	25	36	25	1,44	1,44	1,44	11	10,5	2,27	2,38	2,33	
	♀	Q 3	30	18	30	19	1,65	1,58	1,61	10,5	10,5	1,71	1,81	1,76	
		Q 4	38,5	24	40	25	1,60	1,60	1,60	9	9	2,67	2,78	2,72	
O. fierinensis	♂	F 1	29	19,5	29,5	20	1,48	1,47	1,48	4,5	4,0	4,33	5,00	4,67	5,85
		F 2	47	34	47	35	1,38	1,34	1,36	7	6,5	4,86	5,39	5,12	
	♀	F 3	26	22	28,5	22	1,18	1,29	1,24	3,5	3,5	6,27	6,27	6,27	
		F 4	33,5	25	34	26,5	1,34	1,28	1,31	3,5	3,5	7,14	7,57	7,35	
O. grandidieri	♂	G 1	32	21	32,5	22	1,52	1,47	1,50	6	6	3,50	3,67	3,58	4,38
		G 2	54	37	53	39	1,46	1,36	1,41	9	8,5	4,11	4,59	4,35	
	♀	G 3	35	27	35	27	1,30	1,30	1,30	7	7	3,86	3,86	3,86	
		G 4	38	28	38,5	29,5	1,36	1,30	1,33	5	5	5,60	5,90	5,75	
O. saxicola	♂	Sx 1	30	21	28	20,5	1,43	1,37	1,40	5,5	6	3,82	3,42	3,62	4,12
		Sx 2	41	29,5	40	29	1,39	1,38	1,38	9	8,5	3,28	3,14	3,21	
	♀	Sx 3	29	19	29	19	1,53	1,53	1,53	4	4	4,75	4,75	4,75	
		Sx 4	38	26,5	37,5	27	1,43	1,39	1,41	5,5	5	4,82	5,40	5,11	

Source : MNHN, Paris

La figure 26 *a* indique les mensurations effectuées pour caractériser ces modifications morphologiques. Les données sont rassemblées dans le tableau 24. Le graphique (fig. 27) met en évidence la position particulière d'*O. quadrimaculatus* entre les Oplures arboricoles et les autres Oplures rupicoles.

— *Fenêtre interptérygoïdienne :* Cette fenêtre étroite et longue chez les Oplures arboricoles s'élargit dans sa région postérieure chez les Oplures rupicoles, notamment *O. saxicola*, *O. fierinensis* et *O. grandidieri*.

— *Basisphénoïde :* Corrélativement à l'élargissement postérieur de la fenêtre interptérygoïdienne, les deux apophyses antérieures du basisphénoïde s'allongent et deviennent moins transversales.

• En vue latérale :

On notera, surtout, la modification de forme de l'orbite : régulièrement ovoïde chez les Oplures arboricoles, elle est étirée vers l'arrière chez les rupicoles. Par contre, l'orientation de l'épiptérygoïde (angle avec l'apophyse postérieure du ptérygoïde) ne se modifie pas sensiblement.

b) Mandibule.

Le tableau 25 met en évidence une diminution importante de la hauteur totale de la mandibule. L'apophyse coronoïde passe d'une forme élevée, arquée vers l'arrière, à une forme basse, quadrangulaire. Cependant la diminution de hauteur totale (fig. 28) est due autant à une réduction du dentaire que de l'apophyse coronoïde. Parallèlement, le processus interne de l'articulaire, nettement transversal chez *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus*, est recourbé vers l'avant chez les Oplures rupicoles et

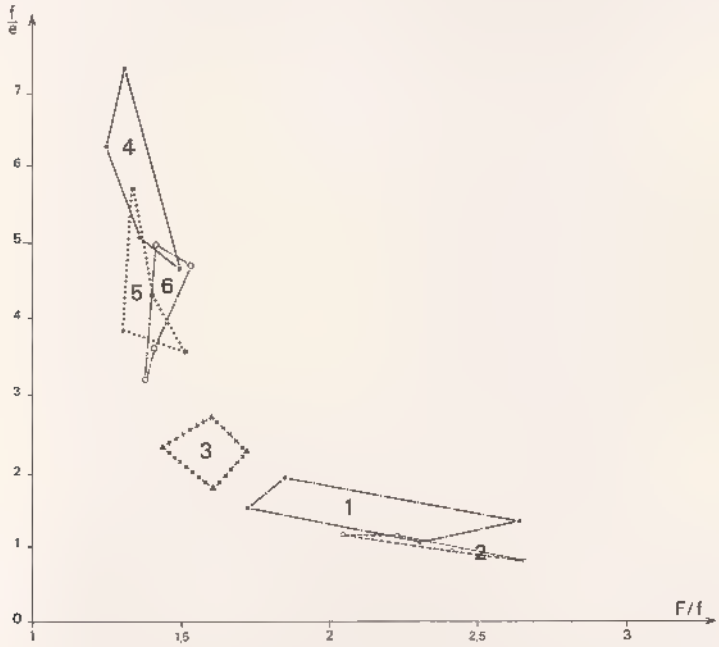


Fig. 27 : Distribution des mensurations relevées sur la face ventrale du crâne osseux des Oplures.

Légende : voir figures 15 et 26 *a*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 25 : Mensurations sur la mandibule des Iguanidés malgaches.

ESPÈCES	$\frac{\text{hauteur apophyse coronoïde}}{\text{longueur mandibule}} \times 100$	$\frac{\text{hauteur totale}}{\text{longueur mandibule}} \times 100$	$\frac{\text{apophyse coronoïde}}{\text{hauteur totale}} \times 100$	$\frac{\text{flèche (1)}}{\text{longueur mandibule}} \times 100$
O. cyclurus	12,2	24,4	50	14,0
O. c. cuvieri	12,9	24,7	52	13,5
O. quadrimaculatus ..	10,8	19,2	56	10,8
O. fierinensis	8,5	17,0	50	10,8
O. grandidieri	9,0	17,0	53	10,0
O. saxicola	8,8	17,5	50	11,0
Chalarodon	12,8	22,9	56	14,3

(1) La flèche est déterminée par rapport à une ligne passant par les extrémités du processus rétroarticulaire et de la symphyse mandibulaire

Source : MNHN, Paris

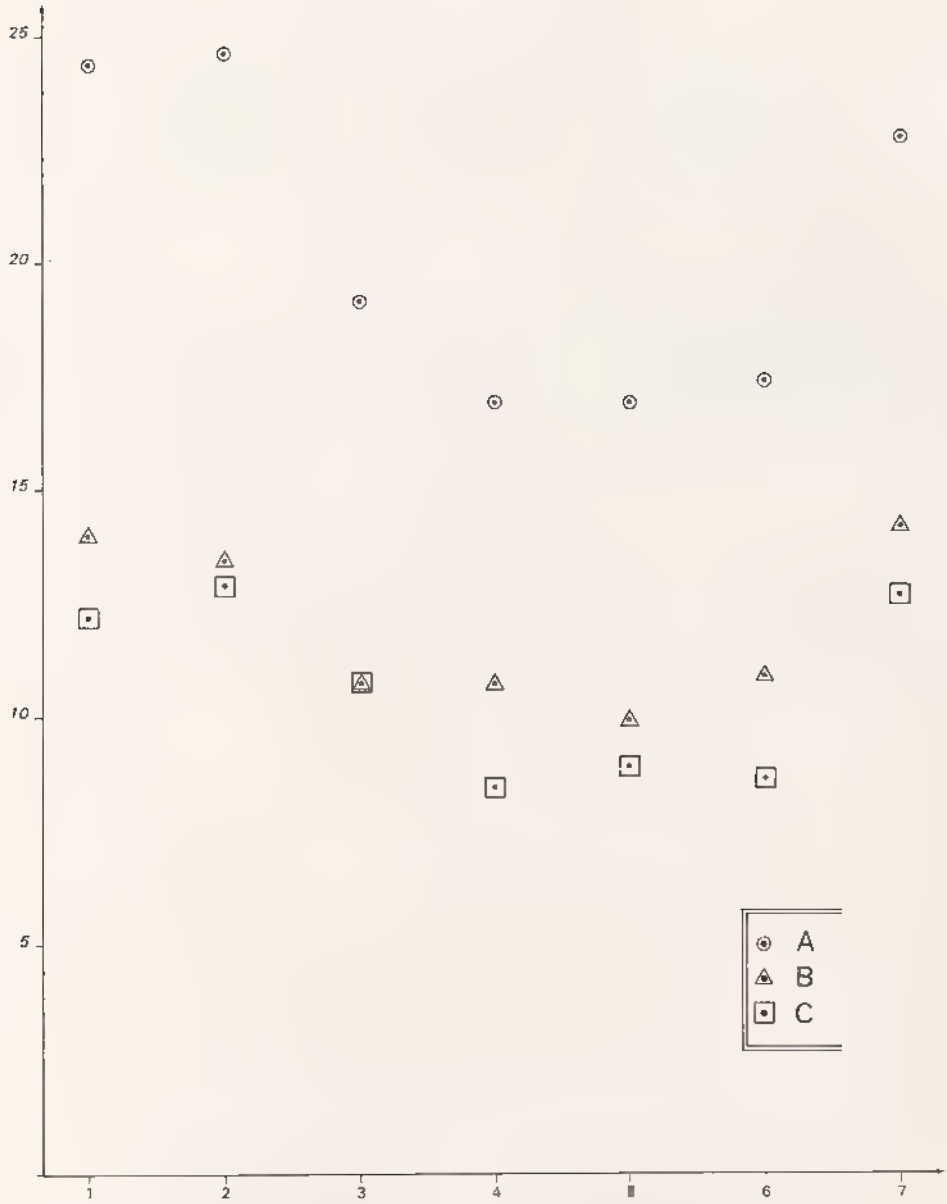


Fig. 28 : Valeur moyenne des mensurations relatives relevées sur la mandibule des sept espèces d'Iguanidés malgaches.

Légende : A = rapports de la hauteur totale à la longueur de la mandibule; B = rapports de la courbure (flèche) à la longueur de la mandibule; C = rapports de la hauteur de l'apophyse coronoïde à la longueur de la mandibule; en abcisse, 1 à 7 : voir figure 22.

Source : MNHN, Paris

Tableau 26 : Relations numériques entre les dentures des Oplures.

Espèces	Sexe	Code	Dents jugales (Jug) droite	Dents jugales (Jug) gauche	Dents jugales (Jug) Total	Dents jugales (Jug) Moyenne	Dents mandibulaires (Md) droite	Dents mandibulaires (Md) gauche	Dents mandibulaires (Md) Total	Dents mandibulaires (Md) Moyenne	Dents ptérygoïdiennes (Pt) droite	Dents ptérygoïdiennes (Pt) gauche	Sommes Jug + Md	Sommes Jug + Md	Sommes Jug + Md + Pt	Sommes Jug + Md + Pt
O. cyclurus	♂	C 1	22	21	43	40,5	22	22	44	41	5	5	87	82	97	93
		C 2	19	20	39		18	19	37		5	4	76		85	
	♀	C 3	19	20	39		21	20	41		6	5	80		91	
		C 4	22	22	44		21	21	42		6	7	86		99	
O. c. cuvieri	♂	Sb 1	21	20	41	39	22	22	44	41	[illegible]	8	85	80	101	94
		Sb 2	20	18	38		19	21	40		7	5	78		90	
	♀	Sb 3	18	18	36		18	19	37		8	8	73		89	
		Sb 4	20	21	41		22	22	44		6	6	85		97	
O. quadrimaculatus	♂	Q 1	23	23	46	44	23	21	44	42	7	7	90	86	104	101
		Q 2	20	19	39		20	19	39		9	6	78		93	
	♀	Q 3	23	22	45		22	23	45		8	8	90		106	
		Q 4	22	23	45		21	20	41		8	8	86		102	
O. fierinensis	♂	F 1	24	23	47	47	25	25	50	47	0	0	97	94	97	94
		F 2	23	21	44		23	24	47		0	0	91		91	
	♀	F 3	25	25	50		23	21	44		0	0	94		94	
		F 4	24	23	47		23	23	46		0	0	93		93	
O. grandidieri	♂	G 1	26	26	52	50,5	26	26	52	50	0	0	104	101	104	101
		G 2	26	26	52		25	25	50		0	0	102		102	
	♀	G 3	27	27	54		25	27	52		0	0	106		106	
		G 4	22	22	44		23	24	47		0	0	91		91	
O. saxicola	♂	Sx 1	26	24	50	50	24	24	48	48,5	0	0	98	8	98	98
		Sx 2	25	26	51		27	26	53		0	0	104		104	
	♀	Sx 3	26	25	51		23	24	47		0	0	98		98	
		Sx 4	24	24	48		23	23	46		0	0	94		94	
Moyennes						45,25				45,0			90,25		96,92	

Source : MNHN, Paris

raccordé par une lame osseuse au processus rétro-articulaire. De même, la suture dentaire — supra-angulaire tend à se déplacer nettement en arrière de l'apophyse coronoïde chez ces derniers.

c) Denture.

Le tableau 26 rassemble les données concernant le dénombrement des dents, en réalité des emplacements disponibles, pour chacune de nos préparations. Ces dents se répartissent en deux catégories, selon leur lieu d'implantation : dents marginales (dents jugales et dents mandibulaires) et dents ptérygoïdiennes.

Nous noterons que, compte tenu des variations individuelles, il n'y a pas de différence numérique sexuelle significative au sein d'une même espèce.

c-1) Dents marginales.

Morphologie : Ces dents, typiquement tricuspides et homodontes, tendent à devenir, vers l'avant, unicuspides et à présenter une concavité tournée vers l'intérieur de la bouche (dent en forme de « croc »). Les extrémités distales ne sont plus alors jointives comme elles le demeurent latéralement. On trouve une ou deux, rarement trois, formes intermédiaires, bicuspides. Le nombre de dents unicuspides est assez souvent différent à droite et à gauche, aussi bien à la mâchoire supérieure que sur la mandibule (tableau 27). Il ne présente pas de variations significatives d'une espèce à l'autre.

Nombre : Le nombre total des dents jugales et mandibulaires varie, sur notre matériel, de 73 à 104. Bien que limité, notre échantillon met en évidence une augmentation du nombre des dents marginales — corrélative d'une réduction de taille — des formes arboricoles aux formes rupicoles spécialisées (fig. 29). Ici encore, *O. qua-*

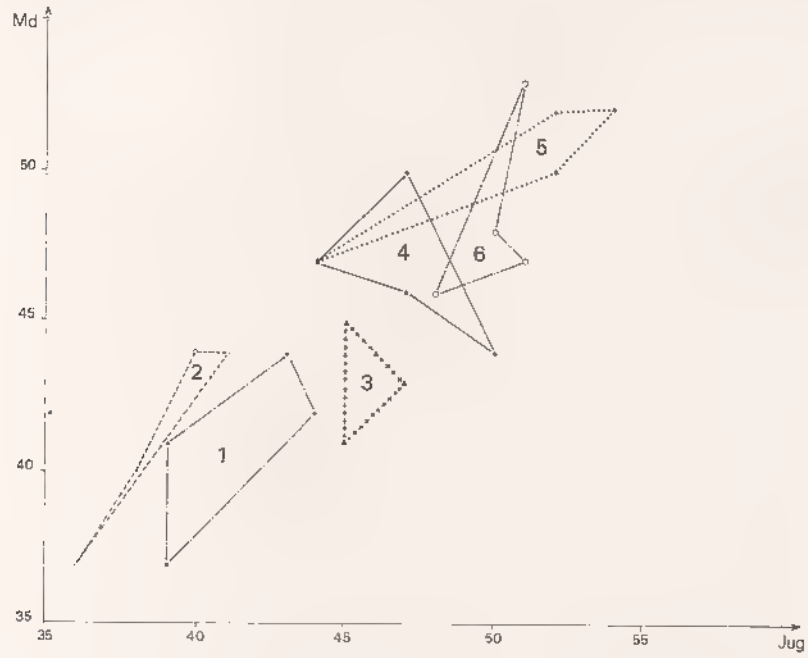


Fig. 29 : Distribution numérique des dents jugales (Jug) et mandibulaires (Md) chez les Oplures. Légende : voir figure 15.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 27 : Morphologie des dents jugales et mandibulaires chez les Oplures.

Espèces	Sexe	Code	Dents jugales (Jug)					Dents mandibulaires (Md)					Dents Jug + Md unicuspides	Moyenne	
			Nombre total	unicuspides				Nombre total	unicuspides						
				droite	gauche	Total	Moyenne		droite	gauche	Total	Moyenne			
O. cyclurus	♂	C 1	43	9	9	18	16	44	7	8	15	12	33	28	25
		C 2	39	7	7	14		37	4	5	9		23		
	♀	C 3	39	5	6	11	11,5	41	6	6	12	11	23	22,5	
		C 4	44	6	6	12		42	5	5	10		22		
O. c. cuvieri	♂	Sb 1	41	7	7	14	14	44	7	7	14	14,5	28	28,5	29
		Sb 2	38	7	7	14		40	8	7	15		29		
	♀	Sb 3	36	6	6	12	16	37	5	6	11	13	23	29	
		Sb 4	41	10	10	20		44	7	8	15		35		
O. quadrimaculatus	♂	Q 1	46	7	7	14	13,5	44	4	4	8	8	22	21,5	22
		Q 2	39	7	6	13		39	4	4	8		21		
	♀	Q 3	45	5	5	10	11,5	45	5	4	9	10,5	19	22	
		Q 4	45	6	7	13		41	6	6	12		25		
O. fierinensis	♂	F 1	47	8	7	15	14,5	50	8	[illegible]	16	15,5	31	30	30
		F 2	44	7	7	14		47	7	[illegible]	15		29		
	♀	F 3	50	7	8	15	14,5	44	7	6	13	15	28	29,5	
		F 4	47	7	7	14		46	8	9	17		31		
O. grandidieri	♂	G 1	52	8	8	16	16	52	7	6	13	13	29	29	33
		G 2	52	8	8	16		50	6	7	13		29		
	♀	G 3	54	11	11	22	16,5	52	10	11	21	16,5	43	38	
		G 4	44	6	5	11		47	6	6	12		33		
O. saxicola	♂	Sx 1	50	8	7	15	16,5	48	8	8	16	14	31	30,5	25
		Sx 2	51	8	10	18		53	5	7	12		30		
	♀	Sx 3	51	4	5	9	10	47	5	6	11	10,5	20	20,5	
		Sx 4	48	6	5	11		46	4	6	10		21		

Source : MNHN, Paris

drimaculatus occupe une position intermédiaire entre ces deux groupes. Le rapport entre le nombre de dents jugales et mandibulaires est peu différent de 1.

c-2) Dents ptérygoïdiennes.

Nous n'avons observé de dents ptérygoïdiennes que dans les trois espèces *O. c. cuvieri*, *O. cyclurus* et *O. quadrimaculatus*. Leur nombre varie de 9 à 16 (de 4 à 9 pour chaque ptérygoïde). Remarquons leur absence chez les espèces les plus déprimées.

Un exemplaire d'*O. quadrimaculatus* (OQ.62) présente des dents palatines.

c-3) Nombre total de dents.

La somme du nombre des dents marginales et ptérygoïdiennes, manifeste une constance remarquable à l'intérieur du genre (moyenne 97 ± 4).

IV — 3 : *Discussion.*

En comparant les genres *Oplurus* et *Chalarodon* nous notons essentiellement un aplatissement du crâne, déjà marqué chez *O. quadrimaculatus* et exagéré chez *O. fierinensis*, *O. grandidieri*, *O. saxicola* (fig. 30).

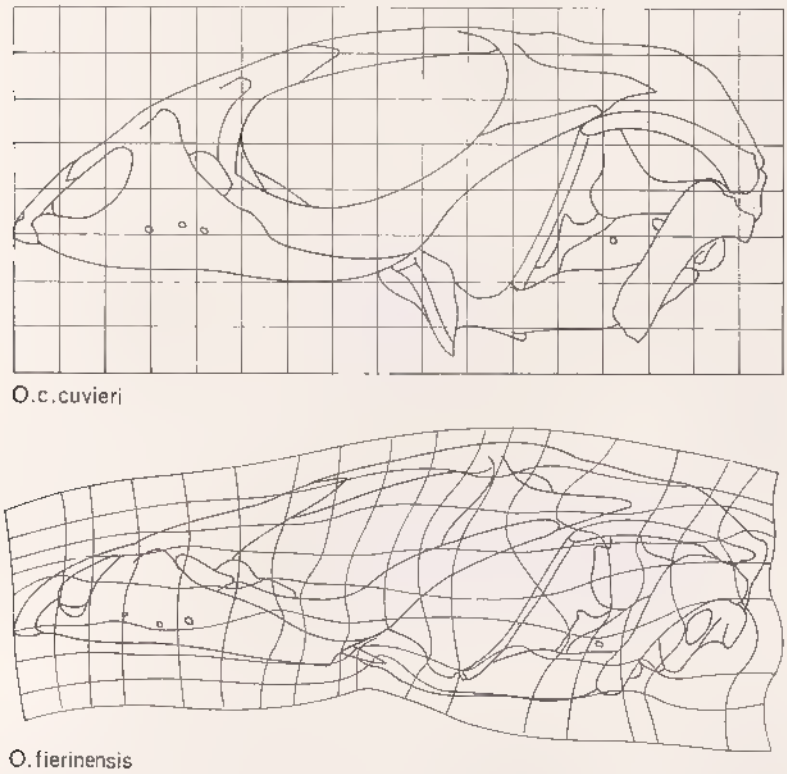


Fig. 30 : Diagramme d'Arcy-Thompson pour les crânes osseux d'*Oplurus c. cuvieri* et d'*O. fierinensis*.

Source : MNHN, Paris

Les modifications morphologiques corrélatives concernent :

1 — Le basculement des globes oculaires vers le haut entraînant une réduction de la largeur du frontal ainsi qu'un élargissement des fenêtres sous-oculaires par courbure et rétrécissement de l'arcade palatin-ptérygoïde.

2 — L'architecture d'ensemble du museau qui se rétrécit en avant des orbites dans un plan horizontal en même temps que son extrémité s'arrondit, par élargissement du prémaxillaire, et s'aplatit, dans le plan sagittal, par réduction de la hauteur du processus frontal des maxillaires.

3 — L'élargissement relatif du crâne, en arrière des orbites, par dilatation de la fenêtre interptérygoïdienne et allongement des apophyses antérieures du basisphénoïde, entraînant une rotation vers l'avant du rebord inférieur de l'orbite.

4 — La réduction de la hauteur de la mandibule corrélative de celle du crâne osseux (fig. 31).

Les Oplures arboricoles, pour tous ces caractères, sont les plus proches de *Chalarodon*.

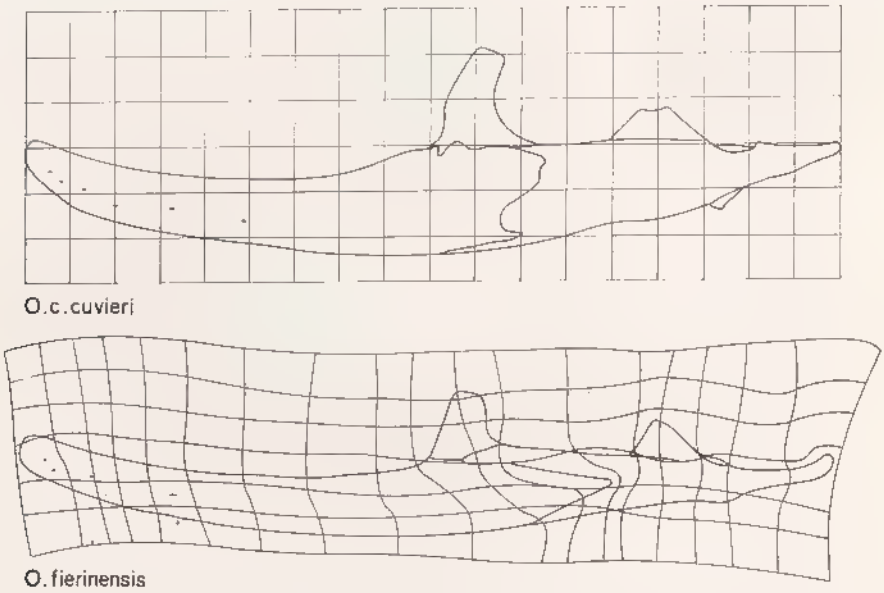


Fig. 31 : Diagramme d'Arcy-Thompson pour les mandibules d'*Oplurus c. cuvieri* et d'*O. fierinensis*.

B - COMPORTEMENT

V. — Mouvements de parade

Nous décrivons le mouvement de parade pendant la période de reproduction. Une série de travaux sur le comportement des Iguanidés américains, notamment ceux de C.C. Carpenter, 1961 à 1967; R.L. Clarke, 1963; R.T. Lynn, 1965;

Source : MNHN, Paris

I. Eibl-Eibesfeldt, 1966 *a* et *b*, ont démontré la spécificité de leurs mouvements de parade. Seul, celui de *Chalarodon madagascariensis* a été analysé (C.P. Blanc et C.C. Carpenter, 1969). Nous discuterons de leur intérêt dans la recherche des affinités entre les Iguanidés malgaches.

V — 1 : *Matériel et méthodes.*

Nous avons filmé, dans la nature, à 24 images par seconde, avec une caméra Nizo-S.T., super-8 mm, des Oplures mâles adultes. Les prises de vue sont été réalisées, par temps ensoleillé, en décembre 1969 et janvier 1970, dans les localités suivantes :

— Tuléar (Sud-Ouest) ..... *O. cyclurus*
— Ambato-Boeni (Ouest) ..... *O. c. cuvieri*
— Saint-Augustin (Sud-Ouest) ..... *O. quadrimaculatus*
— Vallée du Fiherenana (Sud-Ouest) ..... *O. fierinensis*
— Ihosy (Centre-Sud) ..... *O. grandidieri*
— Beraketa (Centre-Sud) ..... *O. saxicola*

Chaque mouvement de parade a été analysé, image par image, et nous avons construit le diagramme des variations de la hauteur de l'extrémité du museau par rapport au support. La précision avec laquelle il est possible d'évaluer la durée de chaque mouvement est d'une image, soit 1/24e de seconde, ce qui correspond, pour une séquence, à une précision de 5 %.

La terminologie utilisée dans l'exposé de nos résultats est celle définie par C.C. Carpenter, 1962 *a* :

— le *site*, qui est lié à l'habitat de chaque espèce, ne sera pas pris en considération dans cette étude comparative;

— le *mouvement-type* est une oscillation de la tête et de la partie antérieure du tronc, par flexions et extensions rythmées des bras sur les avant-bras (fig. 32);

— une oscillation ou *unité de mouvement* est caractérisée par son amplitude et sa durée;

— chaque mouvement de parade comporte une série d'unités de mouvement effectuées sans interruption. Le nombre et la durée des unités de mouvement successives, appelés respectivement *séquence* et *cadence*, sont caractéristiques au niveau spécifique.

Un ou plusieurs (en général deux ou trois) mouvements de parade sont exécutés, séparés par un intervalle plus ou moins long. Les variations, assez larges, sont corrélatives, notamment, de l'état d'activité ou d'agressivité du mâle. Comme nous l'avions constaté chez *Chalarodon madagascariensis*, la séquence d'un mouvement de parade est elle-même susceptible de légères variations, de même que la cadence des diverses unités de mouvement.

V — 2 : *Analyse des mouvements de parade.*

Nous avons groupé (fig. 32) les mouvements de parade de chacune des six espèces du genre *Oplurus*, ainsi que leur posture correspondante. En trait plein, nous indiquons la position la plus haute et, en pointilllé, la plus basse atteintes au

Source : MNHN, Paris

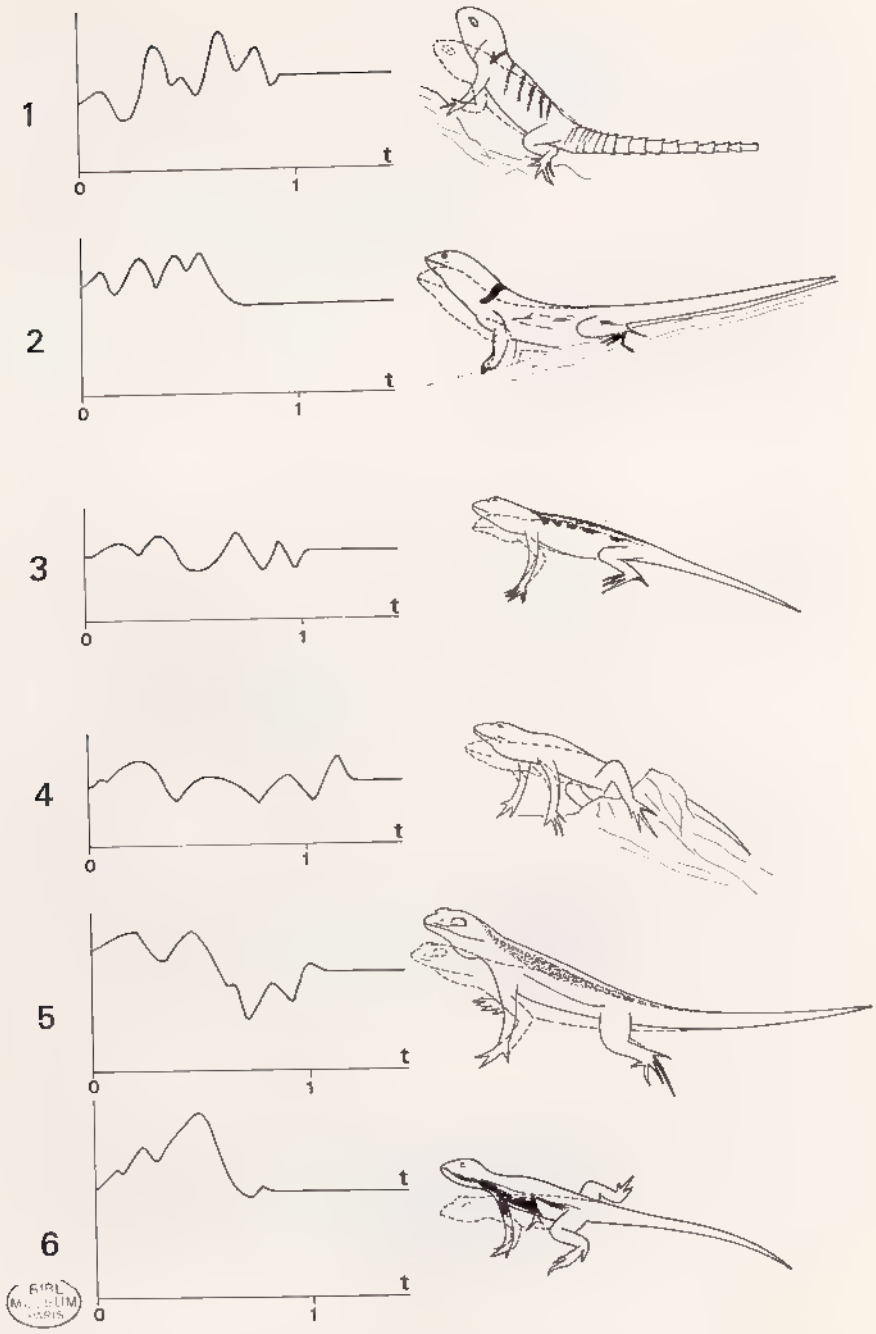


Fig. 32 : Mouvement de parade (amplitude en fonction du temps (t) en secondes) et posture pour chacune des six espèces du genre *Oplurus*.

1 : *O. cyclurus*; 2 : *O. c. cuvieri*; 3 : *O. quadrimaculatus*; 4 : *O. fierinensis*; 5 : *O. grandidieri*; 6 : *O. saxicola*.

Source : MNHN, Paris

cours d'un mouvement. Ces schémas, calqués directement sur une visionneuse, indiquent les parties du corps qui se déplacent. Sur les diagrammes, pour plus de précision, nous avons doublé l'amplitude des oscillations.

Les diagrammes de la figure 32 montrent que dans le genre *Oplurus* une séquence de parade comprend fondamentalement quatre oscillations de la tête. Ces oscillations sont le plus souvent simples, mais présentent parfois un dédoublement, en général peu accusé. La durée de chaque mouvement est rapportée dans le tableau 28.

TABLEAU 28 : Durée des quatre unités de mouvement de parade des Iguanidés malgaches.

ESPÈCES	Durée des unités de mouvement (en 1/24 de seconde)				Total
	1	2	3	4	
Chalarodon madagascariensis	3 + 4	4	9	5	25
O. saxicola	3	4	9	2 — 3	18 — 19
O. quadrimaculatus	6 — 7	6	8	4	24 — 25
O. c. cuvieri	4	4	+ 4	4	16
O. cyclurus	5	8	4	4	21
O. fierinensis	2 + 7	9	6	5	29
O. grandidieri	5	9	5	5	24

Il est intéressant de noter l'existence d'une oscillation principale ayant une durée de 8 à 9 vingt-quatrièmes de seconde, présente chez toutes les espèces à l'exception d'*Oplurus c. cuvieri*. Il semble, à titre d'hypothèse de travail, que l'on puisse considérer les oscillations 2 + 3 comme analogues de l'oscillation principale des autres espèces, qui présente d'ailleurs un dédoublement moins accentué chez *O. cyclurus* et encore moins marqué chez *O. grandidieri*.

Il devient alors possible de dresser le tableau 29.

TABLEAU 29 : Distribution et durée des unités de mouvement.

ESPÈCES	Nombre d'unités de mouvement			Durée de la période	
	préliminaires	principale (MP)	ultérieures	totale	principale
Chalarodon madagascariensis	3	1	1	24 — 25	
Oplurus quadrimaculatus	2	1	1	24 — 25	
O. saxicola	2	1	1	18 — 19	
O. c. cuvieri	1	1 (double)	1	16	
O. fierinensis	1 (2 ?)	1	2	29	24
O. grandidieri	1	1	2	24	19
O. cyclurus	1	1	2	21	17

Source : MNHN, Paris

Si nous appelons « période fondamentale » l'ensemble (oscillations préliminaires + oscillation principale + la première oscillation suivante), nous obtenons la répartition indiquée par le tableau 30.

TABLEAU 30 : Répartition des espèces en fonction de la durée de la « période fondamentale ».

Nombre d'oscillations postérieures	Durée de la « période fondamentale »			Réduction totale
	24 — 25	18 — 19	16 — 17	8
1	*Chalarodon madagascariensis* *O. quadrimaculatus*	*O. saxicola*	*O. c. cuvieri*	
2 Durée de la période totale....	*O. fierinensis* (29)	*O. grandidieri* (24 — 25)	*O. cyclurus* (21)	(8)
Ecart	4 — 5	6	4 — 5	

V — 3 : *Affinités.*

Le tableau 30 met en évidence, d'une part, la position particulière d'*Oplurus quadrimaculatus* au voisinage de *Chalarodon madagascariensis*, que l'on peut interpréter comme proche de la souche à partir de laquelle ont pu diverger les autres espèces et, d'autre part, la séparation des Oplures en deux groupes suivant qu'ils ont, ou non, une seconde oscillation postérieure au mouvement principal MP. La distribution obtenue présente un remarquable parallélisme avec les ressemblances morphologiques établies verticalement : *O. fierinensis* est, par divers caractères assez proche d'*Oplurus quadrimaculatus ; O. saxicola* et *O. grandidieri* ont entre elles des affinités très marquées; il en est de même pour les deux formes arboricoles *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus.*

En admettant notre hypothèse, l'évolution semblerait s'être orientée vers une réduction de la durée de la « période fondamentale », et de la période totale puisque leur écart est constamment voisin de un cinquième de seconde. Le raccourcissement des périodes totale et « fondamentale » est de 8/24, soit un tiers de la durée. La figure 33 montre une nette diminution des oscillations antérieures au mouvement-type principal (MP), en nombre : de 2-3 à 1, et en durée : de 11-12 à 5-4 vingt-quatrièmes de seconde.

V — 4 : *Conclusions et discussion.*

a) Chaque espèce d'Iguanidé malgache possède un mouvement de parade dont la séquence et la cadence lui sont propres, ce qui confirme les conclusions de C.C. CARPENTER, 1967, sur les Iguanidés américains.

Source : MNHN, Paris

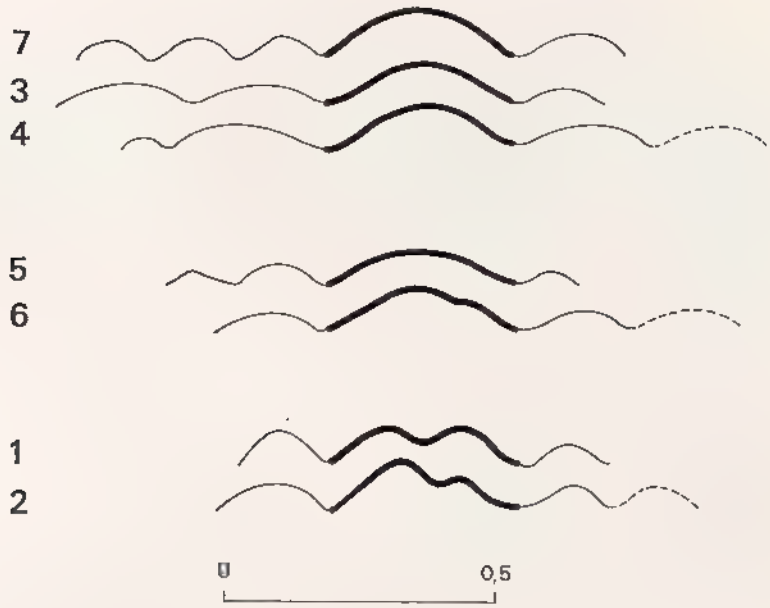


Fig. 33 : Représentation schématique des cadences des différentes oscillations du mouvement de parade chez les Iguanidés malgaches (en trait épais : le mouvement principal MP). Échelle de temps : 0,5 seconde.
Légende : voir figure 22.

b) Le mouvement de parade des Iguanidés malgaches est constitué de 4 à 5 oscillations de la tête. Le nombre 5 ne se rencontre que chez *Chalarodon madagascariensis*, (et peut-être chez *O. fierinensis*?). Nous avions remarqué chez *Chalarodon* (C.P. Blanc, 1969 *c* : 35) qu'une séquence ne comporte parfois que 4 oscillations : 2 petites suivies de 2 grandes. Les affinités entre les deux genres malgaches sont renforcées, par l'existence dans chaque séquence d'une oscillation caractéristique (MP), la plus longue : 8 à 9 vingt-quatrièmes de seconde.

c) L'évolution semble s'être faite vers un raccourcissement de la durée de la séquence de parade dû à la réduction du nombre et de la durée des oscillations précédant le mouvement principal (MP).

d) La structure de leurs mouvements de parade permet de répartir les Oplures en trois groupes de deux espèces ayant des affinités morphologiques très nettes. Dans chaque groupe, les mouvements de parade diffèrent par l'existence d'une seconde oscillation postérieure au mouvement principal (MP).

e) Il est probable que les caractéristiques (séquence et cadence) d'un mouvement de parade jouent un rôle éthologique dans la reconnaissance interspécifique.

Une étude expérimentale, chez les espèces sympatriques, pourrait permettre d'en déterminer les critères. A titre d'hypothèse de travail, il semble que les deux facteurs suivants puissent être de quelque intérêt : la distribution (S) des oscillations par rapport au mouvement principal (MP) et la durée totale (T) du mouvement de parade.

Source : MNHN, Paris

Le schéma (fig. 34) représente les facteurs S et T susceptibles de jouer un rôle éthologique dans les mouvements de parade, entre espèces sympatriques (voir p. 149). Nous indiquons, pour chaque espèce, la position du mouvement principal (MP), notée par le signe//, dans la série des oscillations d'un mouvement de parade, et sur la deuxième ligne la durée, en vingt-quatrièmes de secondes, de la période totale suivie, s'il y a lieu, entre parenthèses, par celle de la « période fondamentale ».

Nous avons noté, entre parenthèses, les facteurs dont le rôle nous semble douteux. Les différentes espèces sympatriques, à une exception éventuelle près, nous paraissent donc susceptibles de distinguer leurs mouvements de parade, par l'un au moins des deux critères S et T.

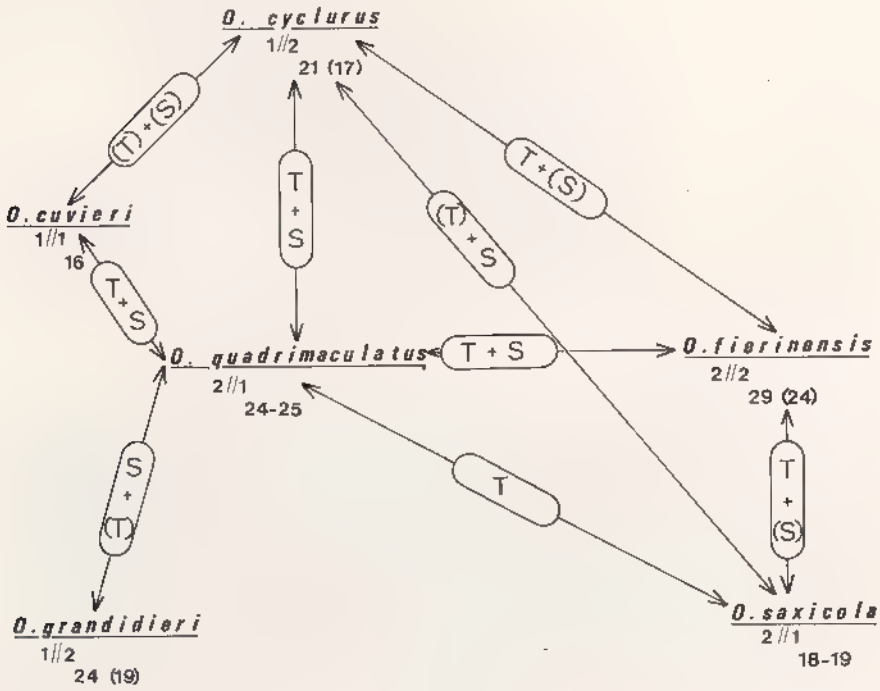


Fig. 34 : Rôle éthologique possible de la durée totale (T) et de la structure (S) des mouvements de parade.

C - ECOLOGIE

VI. — Répartitions

Nous considérerons successivement le rôle de l'habitat et celui du climat dans la répartition des Iguanidés malgaches.

Source : MNHN, Paris

VI. — 1 : *Habitat : étude des sympatries.*

Les cartes de répartition (fig. 2, 5 et 7) mettent en évidence une superposition des aires chorologiques de quelques espèces. Le problème se pose des niches écologiques. Cette optique, dans le cadre de notre étude comparative, nous paraît féconde et permet de nous limiter à quelques aspects biologiques précis. Nous distinguerons donc les sympatries au niveau des genres, puis entre les espèces d'Oplures.

1° Sympatrie entre *Chalarodon* et *Oplurus*.

L'aire chorologique de *Chalarodon* se superpose à celle de l'espèce *Oplurus cyclurus* et chevauche partiellement celles d'*O. quadrimaculatus*, *O. fierinensis*, *O. cyclurus*, *O. saxicola*, *O. c. cuvieri* et, dans le Moyen Mangoky, celle d'*O. grandidieri*.

Il n'y a pas, en fait, de chevauchement des habitats (film réf. 56) : *Chalarodon* se cantonne à terre, sur des sols sablonneux meubles, tandis que les *Oplurus* vivent soit sur les rochers, soit sur les arbres.

Comme tous ces Iguanidés sont insectivores, les différences d'habitats évitent que les niches écologiques n'empiètent les unes sur les autres par une concurrence directe, tant alimentaire que pour les abris.

2° Sympatries entre espèces du genre *Oplurus*.

Le problème est ici plus complexe. Les sympatries entre espèces d'Oplures sont représentées par la figure 35.

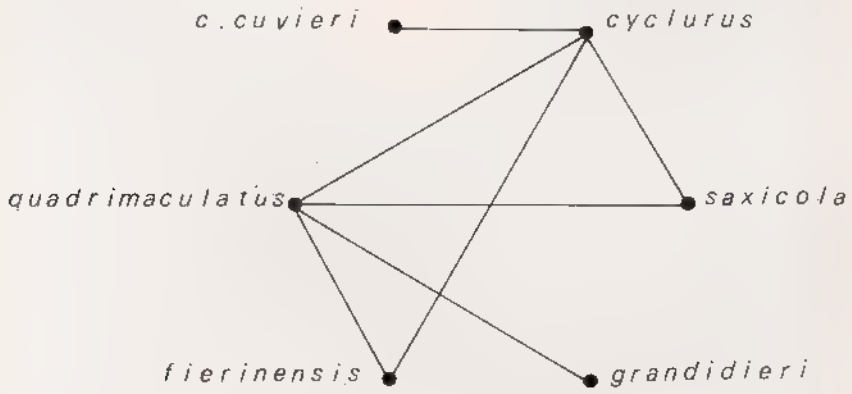


Fig. 35 : Sympatries entre espèces du genre *Oplurus*.

Nous avons en effet, les sympatries suivantes :

— dans la région de Tuléar (vallée du Fiberenana, Sarodrona, Saint-Augustin : *O. fierinensis*, *O. cyclurus*, *O. quadrimaculatus ;*
— dans l'Extrême-Sud : *O. cyclurus*, *O. quadrimaculatus*, *O. saxicola ;*
— sur le plateau Mahafaly : *O. cyclurus*, *O. quadrimaculatus ;*
— entre Ihosy et Ambalavao : *O. grandidieri* et *O. quadrimaculatus ;*
— entre Betroka et Beraketa : *O. saxicola* et *O. quadrimaculatus ;*
— près de Morondava : *O. cyclurus* et *O. c. cuvieri*.

Source : MNHN, Paris

Rappelons que les habitats sont des rochers pour *O. grandidieri*, *O. quadrimaculatus*, *O. fierinensis*, *O. saxicola*, surtout des arbres pour *O. cyclurus* et *O. c. cuvieri*.

Nous avons pu mettre en évidence quelques différences dans l'habitat des couples d'Oplures rupicoles : *O. grandidieri* - *O. quadrimaculatus* ; *O. saxicola* - *O. quadrimaculatus*. Dans les deux cas, dont la distribution ne se superpose pas puisque les aires de *O. saxicola* et *O. grandidieri* sont séparées, ces deux dernières espèces occupent les surfaces rocheuses lisses, présentant des fissures de faible hauteur, tandis qu'*O. quadrimaculatus* se cantonne sur les affleurements massifs à fissuration irrégulière et plus large. Cette différence d'habitat est poussée jusque dans le détail : il suffit souvent, soit sur une large dalle peuplée d'*Oplurus saxicola* ou d'*O. grandidieri* soit à son voisinage immédiat, d'un amoncellement de gros blocs — et même d'un seul s'il est assez fissuré — pour qu'*O. quadrimaculatus* s'y soit installé (fig. 4; pl. XVI).

Nous avions montré l'intérêt des modalités de l'érosion agissant sur un matériau particulier, les itacolumites, dans la répartition des Lacertiliens du massif de l'Ibity (C.P. Blanc et F. Blanc, 1967). Dans le Centre et le Sud de Madagascar, qui nous concernent ici, nous observons une opposition très nette entre les deux aspects suivants de l'action érosive :

— Une fissuration subparallèle à la surface des affleurements, ayant pour origine principale la fragilisation du matériel cristallin par les tensions dues aux variations quotidiennes de températures. Il en résulte une délamination superficielle sous forme de dalles d'épaisseur variable, généralement de quelques centimètres à quelques décimètres. Sur une pente, cette fissuration, partant du bas, peut s'exercer pendant longtemps avant que la dalle ne se détache. C'est là un abri éminememnt favorable pour les Lézards qui y trouvent une bonne protection contre les eaux de ruissellement. Le fonctionnement permanent de ces phénomènes de desquamation superficielle contribue à renouveler ces abris. De tels phénomènes sont importants sur les affleurements cristallins « granitiques » et gneissiques, souvent lités et peu diaclasés, très répandus dans les aires de distribution des Iguanidés rupicoles.

— Un déblaiement et un élargissement des diaclases naturelles dans les affleurements granitiques saillants, comme les kopjes, sortes de longs « murs » de un à plusieurs mètres de hauteur. Dans ce cas, la fissuration est irrégulière, avec des plans d'orientation très divers. Il en est de même dans les chaos de blocs par accumulation.

En fait, il semble bien qu'il y ait une réelle concurrence, malgré cette spécialisation des habitats, car, partout où *O. quadrimaculatus* est seul, il occupe toutes les fissures, y compris celles provoquées par la desquamation. C'est le cas sur les Hautes Terres du Centre (Ambalamanakana) et dans l'Est (Soavala). *O. quadrimaculatus* apparaît donc comme une espèce à large distribution qui, dans deux régions distinctes de son aire, est concurrencée par les deux espèces plus spécialisées : *O. grandidieri* et *O. saxicola* à sociabilité plus grande : le même abri renfermant parfois une vingtaine d'individus groupés. Bien que moins évidentes, des considérations analogues pourraient intervenir dans la distribution de détail d'*O. quadrimaculatus* et *O. fierinensis*. Par contre, nous n'avons pas, jusqu'ici, observé de spécialisation particulière dans l'habitat des Oplures arboricoles : *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus*.

Nous allons voir si des incidences climatiques peuvent être mises en cause.

Source : MNHN, Paris

BIBL. MUSEUM PARIS

Pl. XVI : Habitats des Oplures rupicoles :
1 : Habitat typique d'*O. grandidieri* ou d'*O. saxicola* : on remarque les nombreuses fissures de délamination. 2 : « Kopje » rocheux avec des diaclases où s'abrite *O. quadrimaculatus*. 3 : Dôme rocheux où vivent en sympatrie *O. quadrimaculatus* et *O. saxicola* (région de Beraketa). 4 : Répartition de détail de ces deux espèces : *O. quadrimaculatus* est perché sur le rocher diaclasé. 5 : Détail de l'habitat d'*Oplurus saxicola* : la fissure de délamination est utilisée comme abri (région de Betroka). 6 : Habitat d'*O. quadrimaculatus* (massif ruiniforme de l'Isalo).

Source : MNHN, Paris

VI — 2 : *Climat, rôle écologique.*

Nous avons montré pour *Chalarodon madagascariensis* (C.P. Blanc, 1969 *a*), le rôle important des facteurs climatiques tels que :

— la pluviométrie : hauteur des précipitations et distribution, soit au cours de l'année (importance de la saison pluvieuse), soit au cours de la journée (incidence sur l'insolation);

— la température qui intervient, dans la biologie des Lézards étudiés, par la moyenne $\left(\frac{M + m}{2}\right)$ et l'écart (M-m) des moyennes des maximums du mois le plus chaud (M) et des minimums du mois le plus froid (m), en réglant le niveau et la durée d'activité, ainsi que par les valeurs les plus basses de saison fraîche (*loc. cit.* : 296).

Compte tenu de ces considérations, il paraît intéressant d'utiliser le climagramme macroclimatique de Madagascar (fig. 36), modifié d'après P. Morat (1969), dans les axes orthogonaux semi-logarithmiques suivants :

— en abscisse, la moyenne des minimums du mois le plus froid;

— en ordonnée, le rapport :

$$QT = P \cdot \frac{\frac{N}{365}}{\frac{2\,(M + m)}{2}\,(M - m)} \cdot 10^2 = \frac{PN}{3{,}65\,(M^2 - m^2)}$$

dans lequel P est la pluviométrie moyenne annuelle en mm et N le nombre annuel de jours de pluie.

Ce climagramme, appliqué par son auteur à quelques végétaux, lui a permis de définir quatre étages bioclimatiques caractérisés par leurs associations végétales :

a) Étage semi-aride : $QT < 20$; la pluviométrie est très faible ($P < 750$ mm) et la saison sèche dure de 8 à 11 mois. La végétation climax-type est xérophytique : bush à Didiéréacées ou Euphorbes et forêt dense sèche caducifoliée. La zone littorale, avec $QT < 5$, pourrait être qualifiée d'aride. Cet étage englobe le Sud et la partie méridionale du domaine occidental (Sud-Ouest).

b) Étage subhumide : la valeur de QT est approximativement comprise entre 20 et 65. Selon les valeurs de m, la végétation-climax est soit une forêt caducifoliée ($m > 14$) soit une forêt sempervirente ($m < 14$). Cet étage englobe les Pentes Occidentales, le Moyen-Ouest et le Nord-Ouest. Il est caractérisé par une longue saison sèche de 7 mois.

c) Étage humide : QT passe de 65 à 140. Cet étage est celui du Domaine du Centre, du Sambirano et de la région de Fort-Dauphin (Domaine de l'Est). La végétation-climax est la forêt sempervirente. La pluviométrie est forte et la saison sèche coupée de pluies fines et de brouillards.

d) Étage perhumide : $QT > 140$. Cet étage englobe, sauf la région de Fort-Dauphin, tout le domaine oriental. Les pluies sont importantes (2 000 mm et plus) et régulièrement distribuées. La végétation-climax est la forêt ombrophile sempervirente.

Source : MNHN, Paris

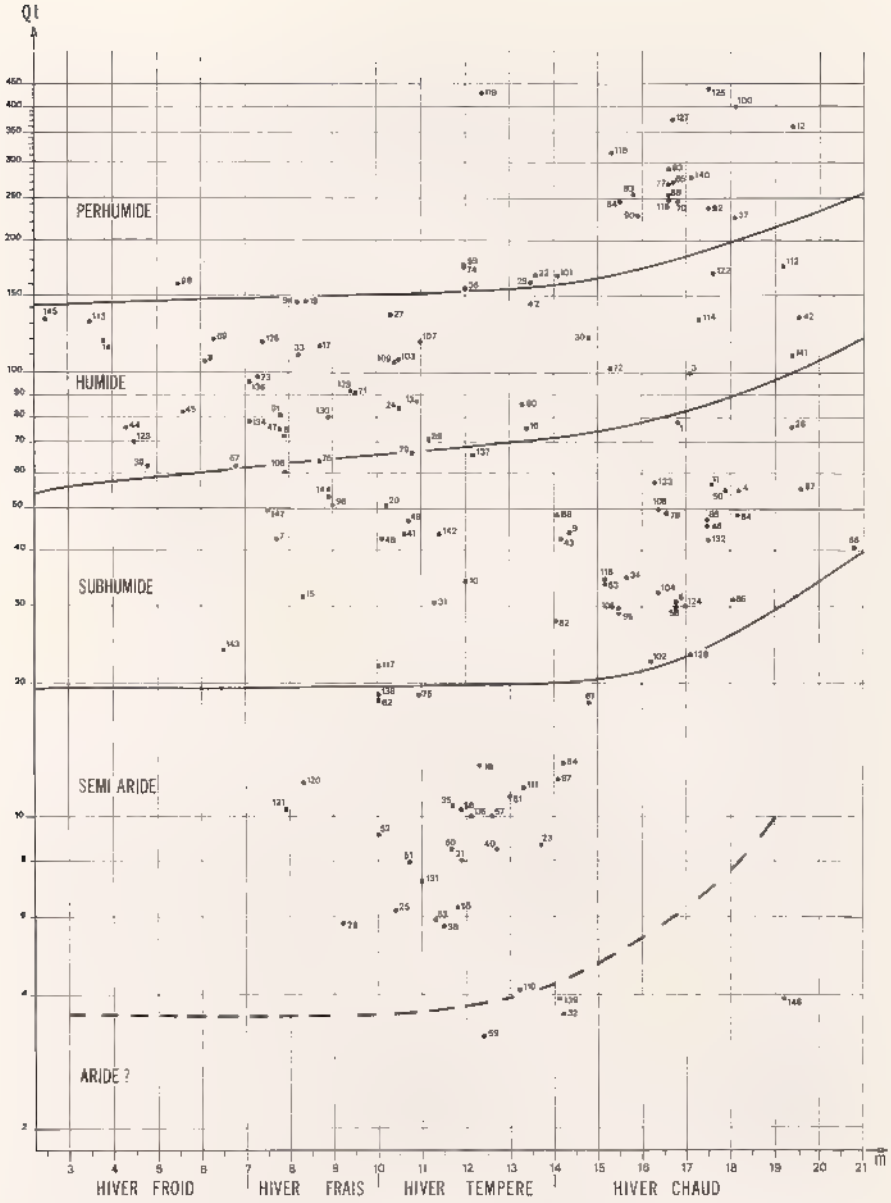


Fig. 36 : Climagramme pour Madagascar, d'après P. Morat (1969), modifié.
Légende : voir tableau annexe.

Les aires de distribution des Iguanidés correspondent assez approximativement aux étages bioclimatiques, dont nous avons rappelé ci-dessus la définition, ou à leurs subdivisions en fonction de la moyenne m des minimums du mois le plus froid, en général juillet (fig. 37). Comme P. Morat (1969 : 211) le préconise, une amélio-

Source : MNHN, Paris

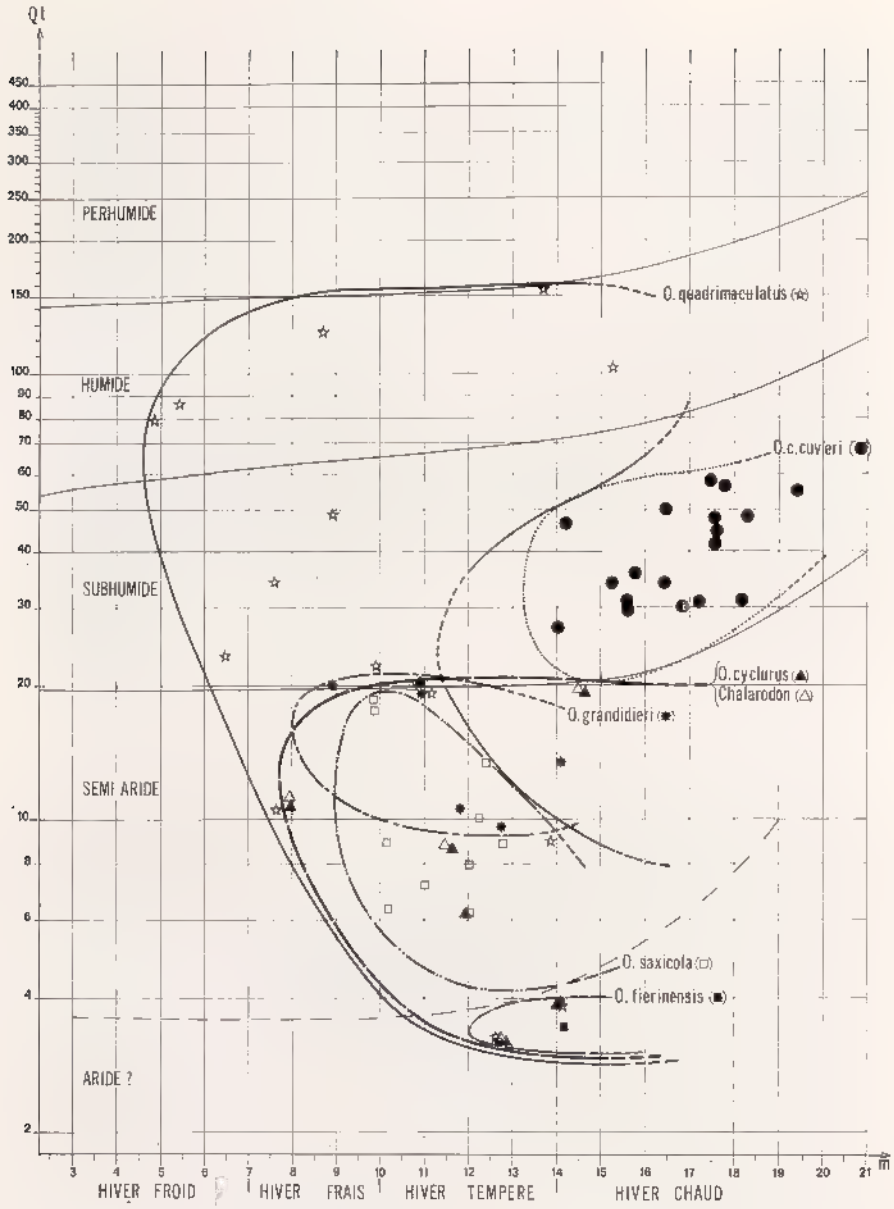


Fig. 37 : Distribution climatique des aires de répartition des différentes espèces d'Oplures.

ration à ce climagramme devrait être recherchée dans la répartition des jours de pluie. Son intérêt pour la distribution des Iguanidés serait particulièrement grand.

● *O. c. cuvieri* : Son aire chorologique vaste est limitée à l'étage subhumide à hiver chaud, la localisation entre Ambatofinandrahana et l'Itremo ayant fait (p. 34) l'objet de réserves à cause de son mésoclimat particulier.

Source : MNHN, Paris

• *O. cyclurus* et *Chalarodon* : Leur répartition recouvre l'étage semi-aride (et aride), à l'hiver tempéré ou chaud.

• *O. quadrimaculatus* : Le climagramme met bien en évidence le vaste éventail de climats supportés par cette espèce. Sa tolérance est maximale aussi bien pour la pluviométrie : c'est la seule à être distribuée dans l'étage humide jusqu'à la limite du perhumide, que pour la rigueur des minimums hivernaux (hiver froid). Il est probable que des températures minimales moyennes de 3,5 à 4° C, corrélatives de gelées fréquentes soient un facteur limitant. On notera que son aire de distribution à l'exception de l'Itremo, exclut celle d'*O. c. cuvieri.*

• *O. grandidieri*, *O. saxicola* et *O. fierinensis* : La distribution de ces trois Oplures rupicoles est restreinte à l'étage semi-aride. *O. grandidieri* en occupe la partie la plus proche de l'étage subhumide, tandis que *O. fierinensis* est localisé dans sa variante aride. Rappelons que, géographiquement (fig. 7), *O. grandidieri* et *O. saxicola* de mœurs semblables, n'ont jamais été observés en sympatrie.

D - CYTOLOGIE

VII. — Caryotypes

par Charles P. et Françoise Blanc

L'étude des caryotypes chez les Reptiles a été, au cours de ces dernières années, l'objet d'investigations actives. Une analyse de la littérature en est donnée par R. Matthey (1970). Dans cette Classe, les chromosomes se répartissent, selon les espèces, en deux catégories plus ou moins bien tranchées : des macrochromosomes (M) et des microchromosomes (m) généralement punctiformes. La formule : 12 M + 24 m se rencontre dans beaucoup de familles de Lacertiliens (Iguanidés, Agamidés, Chamaeleonidés, Amphisbaenidés, Cordylidés, Teiidés, etc.) sans que les auteurs s'accordent pour savoir s'il s'agit d'une formule primitive ou, au contraire, d'équilibre.

Concernant les Iguanidés malgaches, seul le caryotype d'une femelle d'*O. c. cuvieri* (= *O. sebae*) est connu. G.C. Gorman et coll. (1967 : 292, fig. 10*a*), ont montré que son génôme diploïde est de formule : 12M + 24 m. Les macrochromosomes sont tous métacentriques; les microchromosomes ont une taille régulièrement décroissante, les deux premières paires nettement métacentriques, les suivantes punctiformes. De l'observation de ce caryotype, G.C. Gorman et coll. concluent (p. 297) : « There is nothing peculiar about the chromosomes of the Madagascar iguanid *Oplurus sebae* that can give us any hint of the relationship of the Madagascar genera to other iguanids. »

Plus intéressantes nous ont paru les variations de formules chromosomiques à l'intérieur d'un même taxon. Ainsi, dans le genre *Anolis* (Iguanidés), G.C. Gorman et L. Atkins (1968) ont montré que les deux groupes α et β — définis par R. Etheridge (1960) sur des critères ostéologiques — correspondent à des génômes différents, pourvus respectivement de 12 et 14 macrochromosomes. L. Jackson et D. Hunsaker (1970) ont établi que les deux espèces du genre *Sceloporus* (Iguanidés), diffèrent dans leur formule chromosomique par le nombre de microchromosomes

Source : MNHN, Paris

(*Sc. graciosus* : 12 M + 18 m et *Sc. occidentalis* : 12 M + 10 m). D. Peccini (1970) signale, en outre, des variations géographiques dans le caryotype d'une même espèce d'Iguanidé : *Polychrus marmoratus*. L.A. Pennock et coll. (1969) ont démontré, dans le genre *Uta* (Iguanidés), l'existence d'une hétérogamétie sexuelle.

VII—1 : *Matériel et technique.*

L'origine des animaux utilisés pour cette étude est précisée dans le tableau 31.

Tableau 31 : Matériel utilisé pour l'étude des caryotypes.

Espèces	Origine	Date	Nombre de préparations étudiées
O. cyclurus	Tuléar	I - 1969	20
O. c. cuvieri	Majunga	II - 1970	7
O. quadrimaculatus	Tuléar	III - 1970	9
O. fierinensis	Tuléar	II - 1970	16
O. grandidieri	Ihosy	II - 1970	19
O. saxicola	Beraketa	III - 1970	12
Chalarodon	Tuléar	II - 1969	19

La méthode utilisée est celle des « squashes » appliquée à la rate, la moelle osseuse et, éventuellement, aux testicules. Environ 12 heures avant le prélèvement des organes, on injecte à l'animal, par voie intrapéritonéale une solution de colchicine à 0,05 % (0,01 ml/g de poids frais). Les organes sont alors découpés grossièrement, soumis à un choc hypotonique, puis écrasés sur une lame. Les préparations sont fixées au carnoy et colorées au bleu de toluidine.

VII—2 : *Résultats.*

Le génôme des différentes espèces d'Iguanidés malgaches se compose de deux groupes bien tranchés de chromosomes, différant par leur taille : 12 macrochromosomes métacentriques et un nombre variable de microchromosomes. Compte tenu des données de la littérature d'une part, de l'orientation comparative de notre étude d'autre part, nous nous limiterons, dans la présentation de nos résultats à l'analyse de la structure des macrochromosomes dans les caryogrammes du sexe mâle. Pour chaque paire, nous avons déterminé les deux caractéristiques suivantes :

— indice centrométique = rapport de la longueur du bras le plus court à celle des deux bras;

— longueur relative = rapport entre la longueur du macrochromosome considéré et la longueur totale du génôme haploïde (soit, en pratique, des macrochromosomes).

Le tableau 32 rassemble, par espèce, les moyennes des mesures caractéristiques pour chacune des six paires de macrochromosomes. Les figures 38 *a b* et *c* en fournissent un diagramme avec, en abscisses, la longueur relative et, en ordonnées,

Source : MNHN, Paris

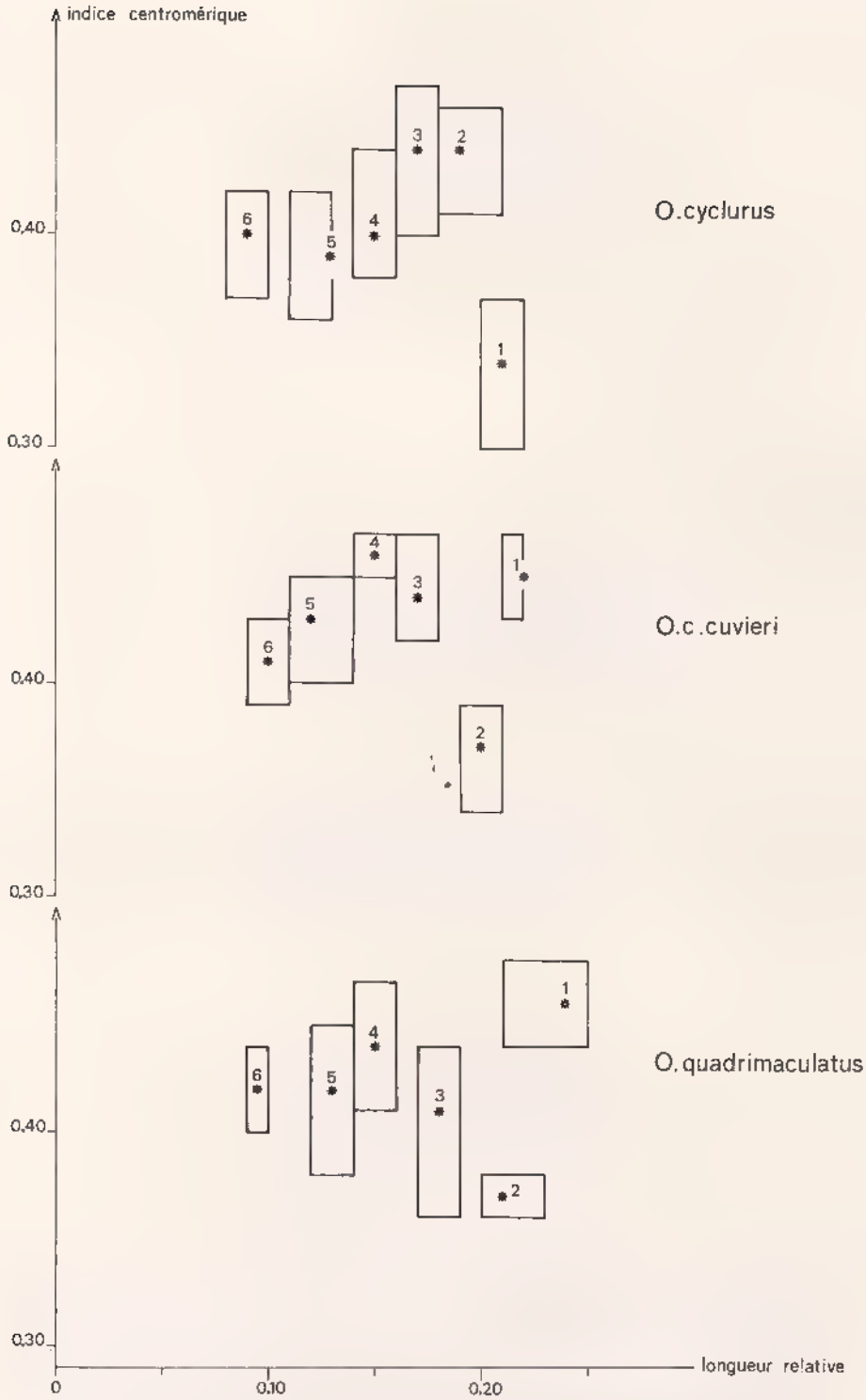


Fig. 38 *a* : Valeurs caractéristiques des six paires de macrochromosomes numérotés de 1 à 6 par ordre de longueur relative décroissante chez *O. cyclurus*, *O. c. cuvieri* et *O. quadrimaculatus*.

Source : MNHN, Paris

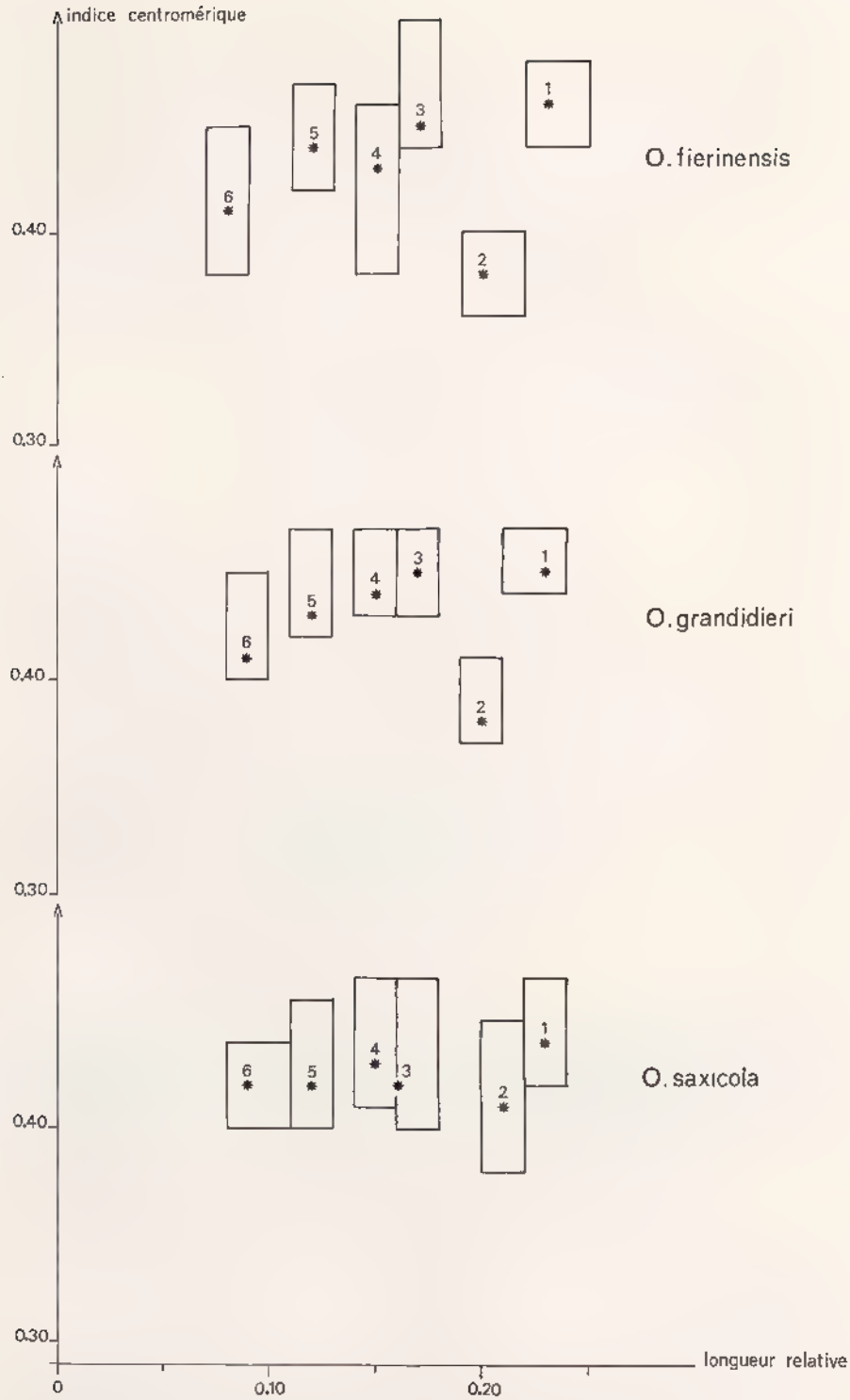


Fig. 38 *b* : Valeurs caractéristiques des six paires de macrochromosomes, numérotés de 1 à 6 par ordre de longueur relative décroissante chez *O. fierinensis*, *O. grandidieri* et *O. saxicola*.

Source : MNHN, Paris

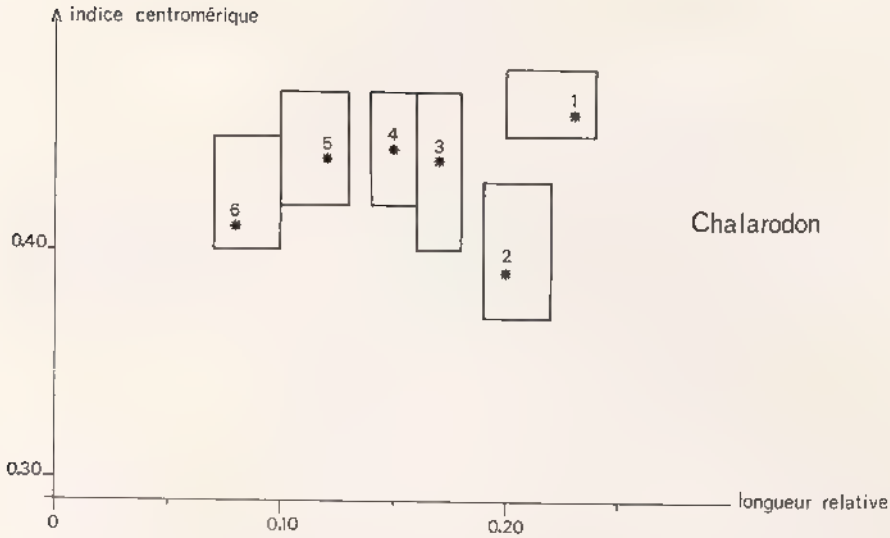


Fig. 38 *c* : Valeurs caractéristiques des six paires de macrochromosomes, numérotés de 1 à 6 par ordre de longueur décroissante chez *Chalarodon madagascariensis*.

l'indice centromérique : nous avons, pour chaque espèce, construit un rectangle indiquant leurs variations extrêmes et noté, d'une astéristique, les valeurs moyennes. Les macrochromosomes sont numérotés de 1 à 6 par ordre de longueur relative décroissante. Nous obtenons une bonne séparation des six paires. Pour préciser leurs similitudes nous porterons, sur un même graphique, les moyennes des valeurs caractéristiques pour chaque espèce (fig. 39).

VII—3 : *Affinités.*

1° Interspécifiques.

Le profil des courbes de la figure 39 met en évidence :

a) L'*originalité* d'*O. cyclurus* : l'indice centromérique du macrochromosome de plus grande longueur relative (n° 1) a, comme celui du macrochromosome n° 2 de toutes les autres espèces, la plus faible valeur des six paires. Tout se passe donc, dans cette espèce, comme si le macrochromosome le plus long avait subi une réduction de taille le faisant passer de 22-23 % à 19 % de la longueur du génôme haploïde.

b) Une grande similitude des caractéristiques des macrochromosomes pour toutes les autres espèces, mise à part la valeur élevée de l'indice centromérique de la deuxième paire chez *O. saxicola*. Notons que *O. quadrimaculatus* et *O. c. cuvieri*,

Source : MNHN, Paris

ont le même ordre d'importance relative des indices centromériques : $1 > 2 < 3 < 4 \geqslant 5$.

2° Intergénériques.

La figure 39 montre que dans le genre *Chalarodon* les valeurs caractéristiques des macrochromosomes sont très proches de celles des Oplures, en particulier d'*O. c. cuvieri* et d'*O. quadrimaculatus*, pour l'ordre des indices centromériques.

Ces résultats renforcent les affinités entre les deux genres d'Iguanidés malgaches.

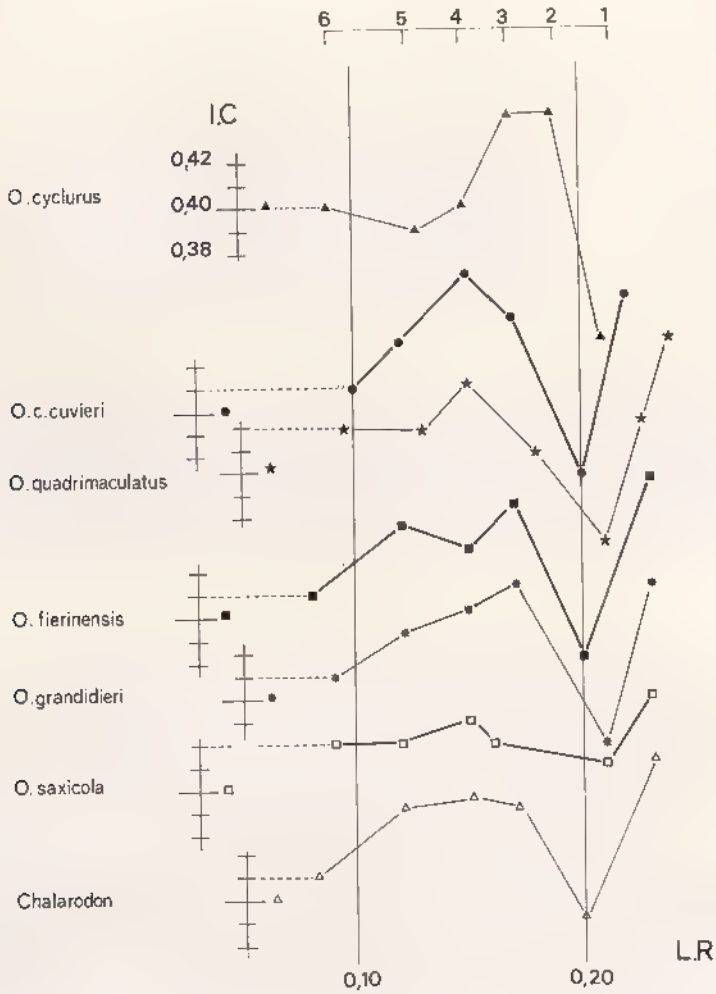


Fig. 39 : Moyennes des valeurs caractéristiques : indice centromérique (IC) en fonction de la longueur relative (LR) des six paires de macrochromosomes (1 à 6) chez les mâles des Iguanidés malgaches.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 32 : Valeurs moyennes des indices centromériques (IC) et des longueurs relatives (LR) pour les six paires de macrochromosomes chez les Iguanidés malgaches.

ESPÈCES	Moyenne	Macrochromosomes					
		1	2	3	4	5	6
O. cyclurus	IC	0,34	0,44	0,44	0,40	0,39	0,40
	LR	0,21	0,19	0,17	0,15	0,13	0,09
O. c. cuvieri	IC	0,45	0,37	0,44	0,46	0,43	0,41
	LR	0,22	0,20	0,17	0,15	0,12	0,10
O. quadrimaculatus	IC	0,46	0,37	0,41	0,44	0,42	0,42
	LR	0,22	0,21	0,18	0,15	0,13	0,095
O. fierinensis	IC	0,46	0,38	0,45	0,43	0,44	0,41
	LR	0,23	0,20	0,17	0,15	0,12	0,08
O. grandidieri	IC	0,45	0,38	0,45	0,44	0,43	0,41
	LR	0,23	0,21	0,17	0,15	0,12	0,09
O. saxicola	IC	0,44	0,41	0,42	0,43	0,42	0,42
	LR	0,23	0,21	0,16	0,15	0,12	0,09
Chalarodon	IC	0,46	0,39	0,44	0,445	0,44	0,41
	LR	0,23	0,20	0,17	0,15	0,12	0,08

E - SEROTAXONOMIE

par Françoise BLANC

L'approche biochimique est un moyen très intéressant pour obtenir des mesures quantitatives permettant d'apprécier les relations interspécifiques. Une abondante littérature atteste de l'intérêt des protéines en taxonomie et dans les études phylogénétiques (C.A. LEONE, 1964; J.G. HAWKES, 1968). En effet, des différences entre protéines reflètent des différences entre les gènes structuraux homologues qui déterminent leurs séquences d'acides aminés; donc, la comparaison des propriétés des protéines homologues de diverses unités taxonomiques permet, en quelque sorte, de comparer une partie de leurs génômes. Un grand nombre de techniques peuvent être utilisées pour ces comparaisons, l'idéal étant de connaître les séquences complètes des amino-acides dans les protéines envisagées. De telles déterminations séquentielles, exigent des moyens coûteux, sont fastidieuses et peu avancées chez les Reptiles (O.P. BAHL et E.L. SMITH, 1965; S.K. CHAN, I. TULLOSS et E. MARGOLIASH, 1966 ont étudié le cytochrome c chez deux espèces seulement), et n'ont encore jamais classifié la phylogénie d'aucun taxon.

Les autres techniques, basées sur les propriétés des protéines, traduisent une hétérogénéité de composition et de structure moléculaires : il s'agit des techniques électrophorétiques et immunochimiques.

Source : MNHN, Paris

L'étude des mobilités électrophorétiques fournit des éléments de comparaison d'un intérêt certain; cependant, l'identité des mobilités d'une protéine, chez deux espèces, ne prouve pas son identité structurale mais seulement qu'elle a une charge électrique et une configuration similaires. Néanmoins, si ces deux espèces présentent des mobilités électrophorétiques identiques pour plusieurs protéines, l'existence de relations génétiques étroites est alors probable. Nous admettrons la proposition inverse. Ainsi, les mobilités électrophorétiques de l'hémoglobine sont différentes chez *Anolis trinitatis* et *A. aeneus* (G.C. Gorman et H.C. Dessauer, 1966); or, il en est de même pour la sérumalbumine (G.C. Gorman et L. Atkins, 1969). En outre, il existe une excellente concordance entre les groupes d'espèces d'*Anolis*, définis par les mobilités électrophorétiques de la lactico - déshydrogénase et ceux qui résultent de l'étude de leurs caryotypes (G.C. Gorman et H.C. Dessauer, 1966). Toutefois, chez les Agamidés des genres *Agama* et *Uromastix*, la concordance entre ces deux paramètres est moins bonne (G.C. Gorman et D. Shochat, 1972); l'électrophorèse ne permet donc pas, dans ce cas, de caractériser les espèces.

Ajoutons que certains biologistes critiquent la valeur des caractères électrophorétiques pour la détermination des relations entre espèces, à cause du polymorphisme intraspécifique.

A côté des méthodes électrophorétiques, les méthodes immunologiques, faisant appel au pouvoir immunogène des macromolécules et notamment des protéines, permettent aussi d'évaluer leur degré de relation structurale. Bien que d'une interprétation parfois délicate, elles sont d'une remarquable précision : il est possible de déceler des modifications minimes dans la séquence des amino-acides. Les protéines étudiées réagissent avec l'immunsérum correspondant, soit en immunodiffusion simple dans un gel, soit par analyse immuno-électrophorétique qui sépare chaque zone protéique selon sa charge électrique et sa réaction immunologique. On peut utiliser un immunsérum dirigé contre une protéine purifiée ou bien un immunsérum contre les protéines sériques totales d'une espèce, en caractérisant ensuite un certain nombre d'entre elles par des réactions de coloration spécifiques. Ceci suppose, s'il s'agit d'un enzyme, que le site enzymatique ne soit pas bloqué par l'anticorps.

Plusieurs protéines ont été l'objet d'études immunologiques comparatives chez les Reptiles du continent américain (voir revue *in* G.C. Gorman et coll., 1971). La sérumalbumine et la lactico-deshydrogénase se sont révélées d'un grand intérêt phylogénétique.

Ces deux méthodes ne sont pas équivalentes mais se complètent car l'hétérogénéité de charge ou de configuration moléculaire, détectée par électrophorèse, est indépendante des déterminants antigéniques.

Dans ce travail, nous nous sommes limitée à l'étude comparée d'un petit nombre de protéines dans les sept espèces d'Iguanidés malgaches. Nous avons étudié, tout d'abord, les propriétés électrophorétiques de la lactico - déshydrogénase, enzyme bien connu du point de vue biochimique et génétique. Nous avons, ensuite, déterminé par électrophorèse les proportions relatives des différentes fractions protéiques du sérum; une dernière partie a été consacrée à l'examen immunologique de quelques-uns de ses constituants.

Source : MNHN, Paris

VIII. — Lactico-déshydrogénase

VIII—1 : *Introduction.*

La lactico-déshydrogénase (EC 1 : 1.1.27) est un enzyme important du métabolisme cellulaire, qui catalyse la transformation réversible suivante :

$$\text{acide pyruvique} + \text{NADH} + \text{H}^+ \underset{\text{LDH}}{\rightleftharpoons} \text{acide lactique} + \text{NAD}^+$$

Sa masse moléculaire est voisine de 140 000 chez les Vertébrés.

J.B. Nielands (1952) a, le premier, montré l'hétérogénéité électrophorétique de la lactico-déshydrogénase extraite du muscle cardiaque de bœuf. Depuis, de nombreux travaux ont été consacrés aux formes isozymiques de cet enzyme. Une revue en a été donnée par J.H. Wilkinson (1965). Il est admis (E. Appela et C.L. Markert, 1961; N.O. Kaplan et coll., 1961; R.D. Cahn et coll., 1962) que la molécule de LDH se présente typiquement, dans la plupart des organes des Vertébrés, sous cinq formes isozymiques distinctes.

Les travaux fondamentaux de C.L. Markert (1961 et 1963), C.L. Markert et E. Appella (1963), ont montré que chaque isoenzyme est composé par quatre sous-unités polypeptidiques de deux types différents M et H. Le type M (ou A) est le plus abondant dans le muscle squelettique et le type H (ou B), dans le muscle cardiaque. L'association de ces sous-unités conduit à la formation des cinq tétramères suivants : H_4 = LDH-$_1$; H_3 M = LDH-$_2$; H_2 M_2 = LDH-$_3$; H M_3 = LDH-$_4$; M_4 = LDH-$_5$.

La synthèse des deux sous-unités M et H paraît être contrôlée par deux gênes différents (C.L. Markert, 1961), les deux sous-unités s'associant au hasard pour constituer les formes isozymiques.

Les cinq tétramères de la LDH diffèrent par leurs propriétés électrophorétiques, immunologiques, cinétiques et chimiques (D.T. Lindsay, 1961; C.L. Markert et E. Appella, 1963). Ils peuvent être séparés par électrophorèse : l'isoenzyme LDH-$_1$, plus abondant dans le muscle cardiaque, est le plus anodique; LDH-$_5$, plus abondant dans le muscle squelettique, est le plus cathodique.

La distribution relative des cinq isoenzymes varie de manière considérable dans une espèce donnée, non seulement d'un tissu à l'autre, mais aussi au cours du développement embryonnaire (I.Y. Mahmoud et J. Klicka, 1971, chez *Chelydra serpentina;* F. Blanc, 1972, chez *Chamaeleo lateralis*), au cours du cycle sexuel chez la femelle (F. Blanc, 1972), ou avec la distribution géographique de l'espèce (S.N. Salthe, 1969, chez *Rana pipiens* et *R. palustis;* S.N. Salthe et E. Nevo, 1969, chez *Acris crepitans*).

Les variations spécifiques des isoenzymes dans un tissu donné, diffèrent avec les espèces envisagées. G.C. Gorman et H.C. Dessauer (1966) étudient les mobilités électrophorétiques de LDH dans les globules rouges d'un grand nombre d'*Anolis*, en particulier ceux du groupe *roquet*, des petites Antilles, ainsi que de huit autres genres américains : les isoenzymes des espèces d'*Anolis* du groupe *roquet* sont remarquables par leur taux de migration anodique lente en tampon alcalin. Les caractéristiques des LDH peuvent donc servir à la définition de ce groupe.

Source : MNHN, Paris

En 1968, E.T. Mc Laughin montre que les mobilités électrophorétiques des LDH de quelques organes, chez trois autres espèces d'*Anolis* de Porto-Rico, présentant des différences morphologiques externes, ne permettent pas de les différencier. Par contre, l'isoenzyme cardiaque, LDH-$_4$, purifié d'*Iguana iguana* est susceptible de caractériser certaines espèces à l'intérieur du genre *Iguana* (G.C. Gorman, A.C. Wilson et Mikiye Nakanishi, 1971).

Une intéressante étude concerne les LDH, l'hémoglobine, la sérumalbumine et les caryotypes de dix espèces d'Agamidés du Proche-Orient (G.C. Gorman et D. Schochat, 1972). Il en résulte que, pour les espèces étudiées, des genres *Agama* et *Uromastix*, les mobilités électrophorétiques de LDH ne permettent pas toujours une discrimination aussi fine que l'hémoglobine et la sérumalbumine.

VIII—2 : *Matériel et méthodes.*

Les mâles adultes, de même origine que ceux utilisés pour l'étude des caryotypes (tableau 31), sont sacrifiés par décapitation. Nous prélevons le foie, le ventricule cardiaque et les muscles squelettiques de la cuisse. Ces organes sont immédiatement homogénéisés dans un broyeur, à piston de Téflon, Potter-Elvejehm, maintenu dans la glace fondante, dans les proportions de 1 g de tissu frais pour 2 ml de tampon Tris-EDTA de pH 7,6, respectivement 0,1 M et 0,01 M.

Pour chaque manipulation, nous utilisons de 1 à 15 adultes. L'homogénat est centrifugé à 0° C, pendant 20 mn, à 12 000 g. Le surnageant est utilisé soit immédiatement, soit conservé congelé à — 25°C, jusqu'à 4 semaines au maximum.

Les isoenzymes de LDH sont séparés par électrophorèse; les migrations sont réalisées sur acétate de cellulose en tampon véronal + véronal sodique, respectivement 7 et 53 mM par litre, à pH 8,6 (force ionique : 0,05), dans les conditions expérimentales suivantes : potentiel : 12 V/cm, durée de la migration : 4 h, température : + 4°C. Nous avons dû adopter cette température pour réduire l'évaporation liée à l'échauffement et éviter une variation de concentration du tampon. De plus, les formes anodiques seraient dénaturées à la température du laboratoire, après une migration trop longue.

Les préparations sont révélées à 37°C dans un milieu adapté de celui préconisé par C.L. Markert et H. Ursprung (1962). L'évaluation quantitative des différents isoenzymes a été déterminée, sur les bandes colorées, après transparisation, par lecture sur densitomètre Bender et Hobein, muni d'un intégrateur Elphon Integraph et Cellomatic, Sebia.

Dans toutes les manipulations, les extraits des sept espèces sont testés dans la même cuve, toutes conditions expérimentales étant, par ailleurs, identiques.

Nous comparons les valeurs moyennes des divers isoenzymes de chaque tissu, obtenues par lectures densitométriques, aux valeurs calculées en prenant pour hypothèse la constitution au hasard des cinq tétramères isozymiques à partir d'une variation continue du rapport H/M. Par approximation, nous pouvons donc déduire de nos mesures, les valeurs du rapport H/M caractéristique de chaque organe, dans les sept espèces étudiées.

Source : MNHN, Paris

VIII—3 : *Résultats.*

1° Composition qualitative et quantitative des zymogrammes.

a) *Tissu cardiaque* (pl. XVII).

Cinq isoenzymes existent dans le tissu cardiaque d'*Oplurus*; LDH semble donc résulter, comme dans l'hypothèse classique, de l'activité de deux loci indépendants, H et M.

Les isoenzymes cardiaques migrent plus rapidement vers l'anode que ceux du tissu squelettique. Le tableau 33 indique les densités relatives, en pourcentage, des divers isoenzymes ($LDH\text{-}_4$ et $LDH\text{-}_5$, très peu abondants, sont notés O), pour chaque espèce, ainsi que la détermination du rapport d'expression génétique de H et de M. Dans le tissu cardiaque, le locus H est prédominant; le rapport H/M varie, dans le genre *Oplurus*, de 9 à 14 et permet de distinguer deux groupes d'espèces. Le premier groupe comprend *Oplurus cyclurus* et *O. c. cuvieri*, chez lesquels le rapport H/M est respectivement de 14 et 13; le deuxième groupe comprend *Oplurus quadrimaculatus*, *O. fierinensis*, *O. grandidieri* et *O. saxicola* chez lesquels H/M, nettement plus faible, varie entre 9 et 10. On retrouve donc, ici, l'opposition fréquente entre les deux espèces arboricoles et les quatre espèces rupicoles.

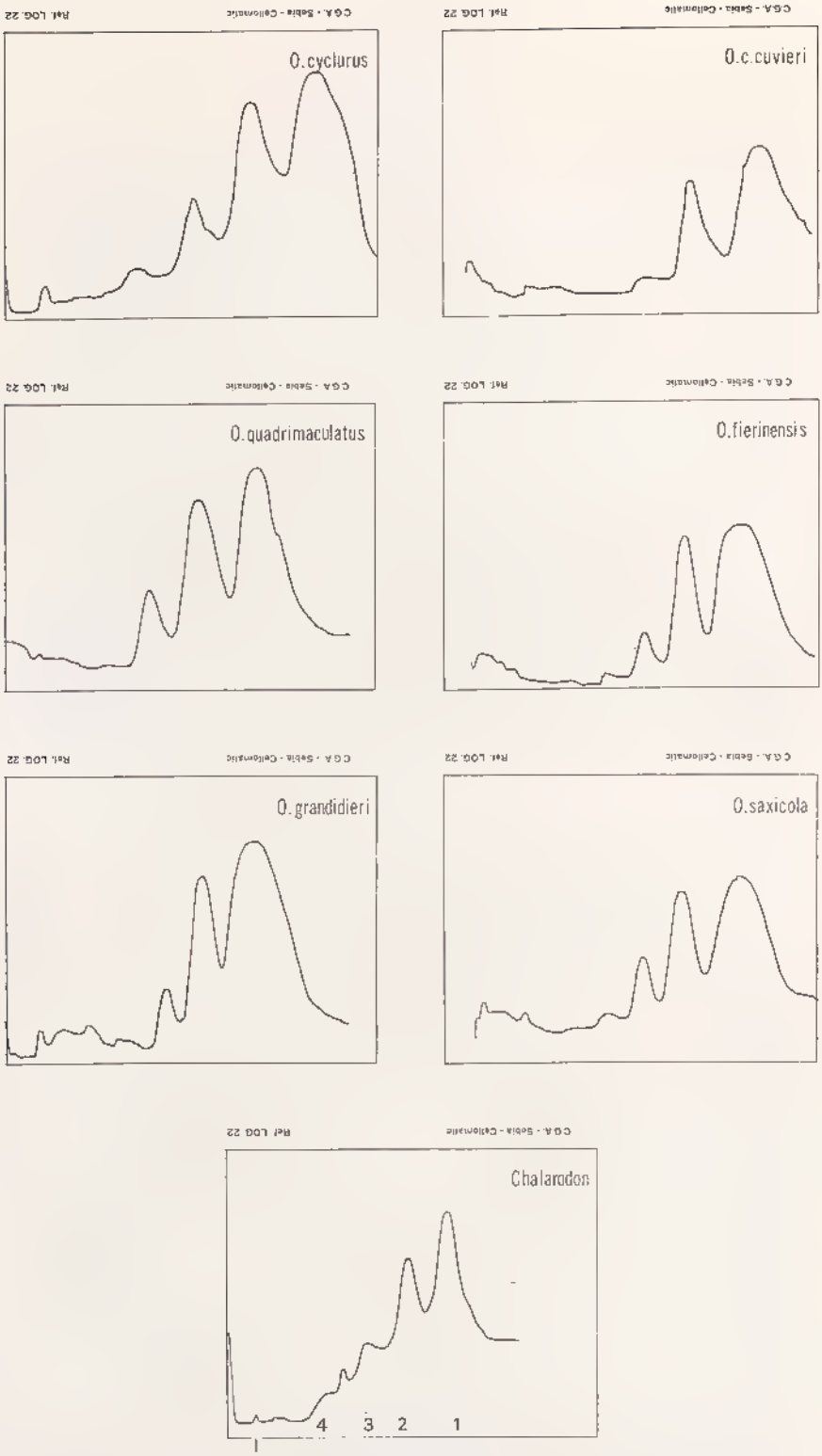
Tableau 33 : Pourcentage des isoenzymes de LDH dans le muscle cardiaque des Iguanidés malgaches.

Espèces	Densités	Isoenzymes					H/M
		5	4	3	2	1	
O. cyclurus	l	0	0	2	23	75	14
	c	0,001	0,1	2,3	21,7	75,9	
O. c. cuvieri	l	0	0	1	25	74	13
	c	0,002	0,1	2,6	23,1	74,2	
O. quadrimaculatus	l	0	0	5	30	64	9
	c	0,01	0,3	4,8	29,1	65,6	
O. fierinensis	l	0	0	2	30	67	9
	c	0,01	0,3	4,8	29,1	65,6	
O. grandidieri	l	0	0	6	25	68	10
	c	0,006	0,2	4,1	27,3	68,3	
O. saxicola	l	0	0	5	30	65	9
	c	0,01	0,3	4,8	29,1	65,6	
Chalarodon madagascariensis	l	3	4	11	33	48	5
	c	0,07	1,5	11,6	38,6	48,2	

l : densités relatives, d'après les lectures densitométriques;

c : densités relatives, calculées d'après la prédiction binominale d'expression de H et de M.

Source : MNHN, Paris



Pl. XVII : Enregistrements densitométriques des isoenzymes de LDH d'extraits cardiaques des Iguanidés malgaches mâles.

Légende : la flèche indique le point d'application de l'extrait; les numéros correspondent aux isoenzymes.

Source : MNHN, Paris

Le zymogramme cardiaque de *Chalarodon*, apparaît distinct des Oplures, avec un rapport H/M voisin de 5. Néanmoins, au vu de ce rapport, *Chalarodon* est plus proche des Oplures rupicoles que des arboricoles. Notons que nous avons observé, dans le tissu cardiaque de *Chalarodon*, plusieurs cas d'hétérozygosité du locus H. Cette particularité intéressante, que nous n'avons jamais relevée dans le genre *Oplurus*, mériterait des investigations plus poussées et pourrait servir à caractériser certaines populations de cette espèce qui présente, d'ailleurs, un dimorphisme dans la pigmentation générale, claire ou sombre.

b) Tissu musculaire squelettique (pl. XVIII).

Dans le muscle squelettique c'est, au contraire, le locus M qui est prédominant. Les variations du rapport d'expression génétique de H et de M sont moins importantes que dans le tissu cardiaque (tableau 34). Chez les Oplures rupicoles et *O. c. cuvieri*, ce rapport est égal à 12; il est un peu plus élevé (= 14) chez l'espèce arboricole *O. cyclurus*. Dans le muscle squelettique de *Chalarodon* nous trouvons un rapport M/H de 30, ce qui différencie nettement cette espèce du groupe des Oplures.

TABLEAU 34 : Pourcentage des isoenzymes de LDH dans le muscle squelettique des Iguanidés malgaches.

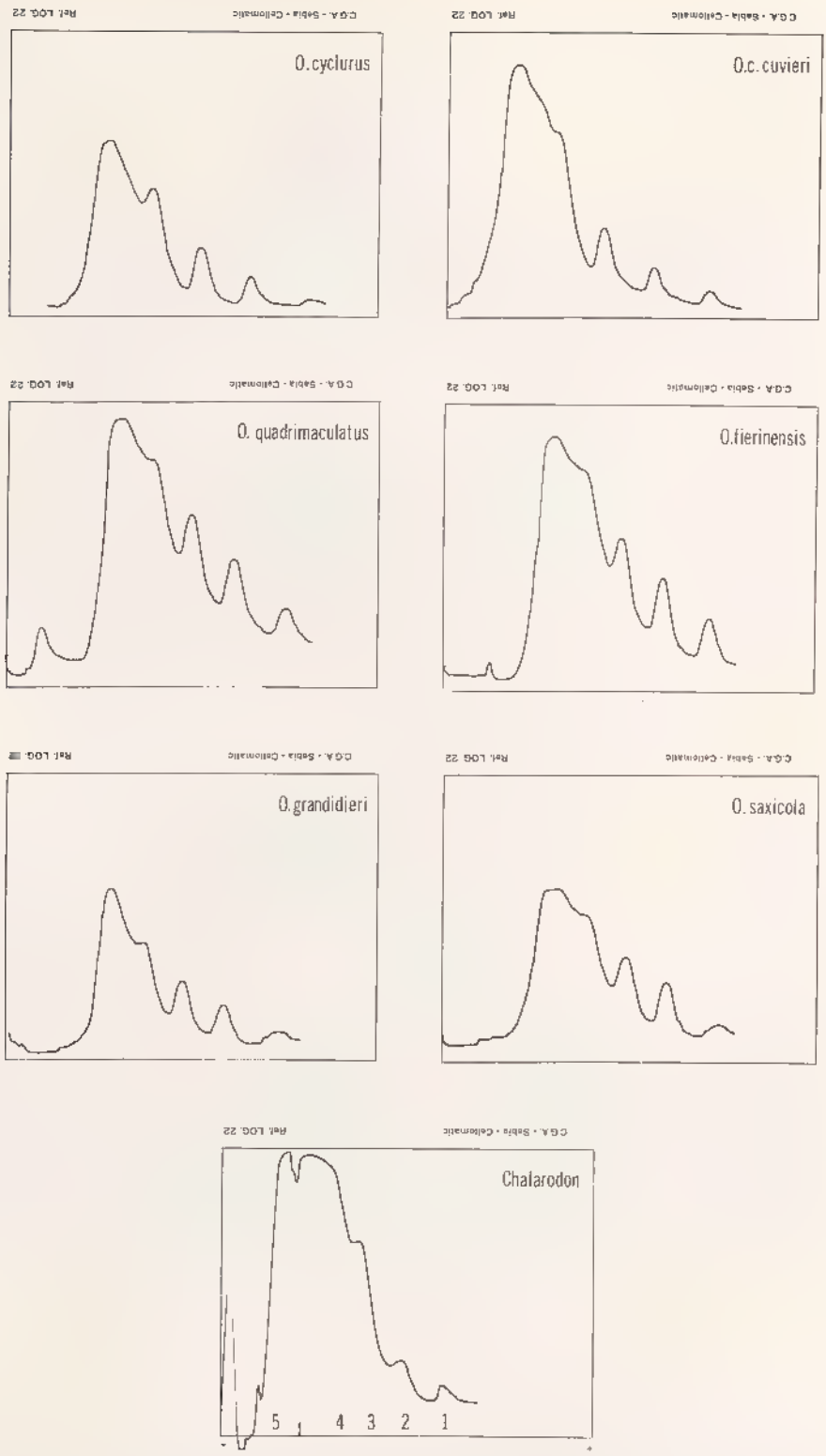
ESPÈCES	Densités	Isoenzymes					M/H
		5	4	3	2	1	
O. cyclurus	l	76	21	3	0	0	14
	c	75,9	21,7	2,3	0,1	0,001	
O. c. cuvieri	l	73	23	4	0	0	12
	c	72,6	24,2	3	0,1	0,003	
O. quadrimaculatus	l	72	24	4	0	0	12
O. fierinensis	l	73	22	5	1	0	12
O. grandidieri	l	72	24	5	0	0	12
O. saxicola	l	70	23	6	1	0	12
Chalarodon madagascariensis	l	87	9	2	1	0	30
	c	87,7	11,7	0,6	0,01	0,001	

Légende : l et c, voir tableau 33.

c) Tissu hépatique (pl. XIX).

Le tableau 35 résume les mesures que nous avons effectuées chez les mâles des sept espèces envisagées. On peut révéler les cinq isoenzymes chez tous les Oplures, quatre seulement chez *Chalarodon madagascariensis*. Leur intensité est variable selon les espèces et d'autre part, il n'a pas été possible de déterminer, de façon simple, la valeur approximative du rapport H/M selon la prédiction binomiale.

Source : MNHN, Paris



Pl. XVIII : Enregistrements densitométriques des isoenzymes de LDH d'extraits de muscle squelettique des Iguanidés malgaches mâles.

Légende : la flèche indique le point d'application de l'extrait; le signe + marque le côté anodique; les numéros correspondent aux cinq isoenzymes.

Source : MNHN, Paris

Il se peut que des constituants du tissu hépatique, variant selon les conditions physiologiques de l'animal, modifient la migration de certains isoenzymes. En particulier, l'accumulation de réserves lipidiques, avant la saison froide, pourrait intervenir dans ce phénomène qui rappelle, ce qui a été observé chez la femelle de *Chamaeleo lateralis*, en fonction du cycle sexuel (F. Blanc, 1972).

2° Mobilités électrophorétiques.

a) *Isoenzyme LDH-$_5$.*

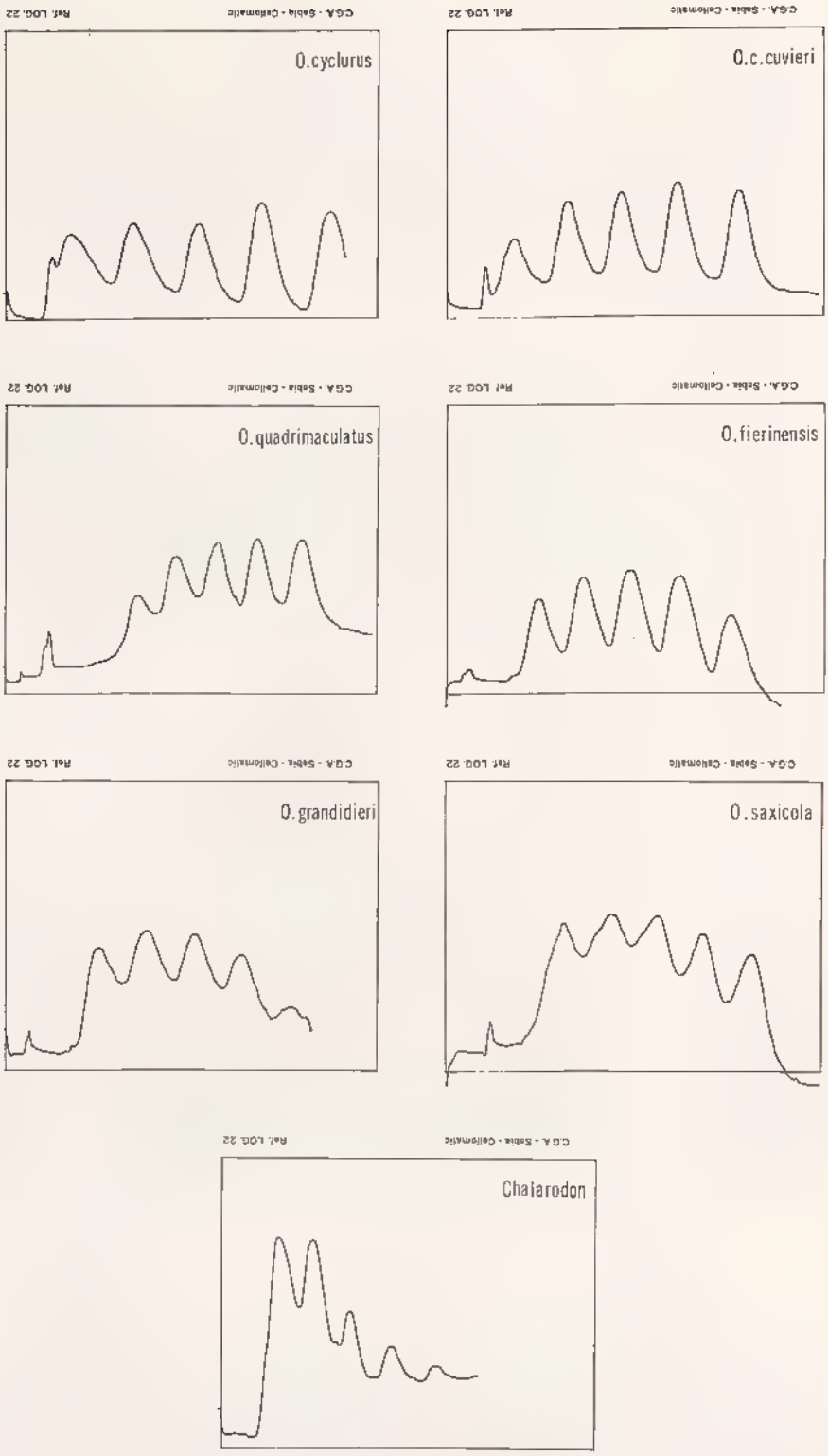
En pH alcalin (= 8,6), la mobilité électrophorétique de l'isoenzyme LDH-$_5$ diffère selon les espèces. Nettement cathodique chez *Chalarodon madagascariensis* et chez *Oplurus cyclurus*, cette forme isozymique est anodique chez tous les autres Oplures, dans des conditions expérimentales identiques. Sa position permet de distinguer deux groupes : un groupe à LDH-$_5$ rapide, comprenant *Oplurus fierinensis*, *O. grandidieri*, *O. saxicola* et *O. quadrimaculatus* et un groupe à LDH-$_5$ plus lente, comprenant *O. cyclurus* et *O. c. cuvieri*. Dans le groupe rapide, *Oplurus grandidieri* et *O. saxicola* sont toujours très proches et *O. quadrimaculatus* situé dans nos différentes expériences, tantôt entre *O. saxicola* et *O. fierinensis*, tantôt en avant de ce dernier, manifeste donc un certain polymorphisme.

Tableau 35 : Pourcentage des isoenzymes de LDH dans le foie des Iguanidés malgaches.

Espèces	Isoenzymes				
	5	4	3	2	1
O. cyclurus	18	21,5	17	22	22
O. c. cuvieri	7	17	21	29	26
O. quadrimaculatus	12	26	22	20	21
O. fierinensis	11	25	29	26	7
O. grandidieri	21	26	27	20	7
O. saxicola	23	31	22,5	13	11
Chalarodon madagascariensis	84	8	5	3	—

La figure 40 rend compte des mobilités électrophorétiques de LDH-$_5$ dans les genres *Chalarodon* et *Oplurus* : *Chalarodon madagascariensis* apparaît assez différent des Oplures, mais cependant plus proche des deux espèces arboricoles que des espèces rupicoles; parmi les Oplures, on soulignera, d'une part, la similitude du comportement électrophorétique de LDH-$_5$ chez *Oplurus saxicola* et *O. grandidieri*, d'autre part, des variations notables dans la mobilité de cet isoenzyme chez *O. quadrimaculatus*.

Source : MNHN, Paris



Pl. XIX : Enregistrements densitométriques des isoenzymes de LDH d'extraits hépatiques des Iguanidés malgaches mâles.
Légende : voir planche XVII.

Source : MNHN, Paris

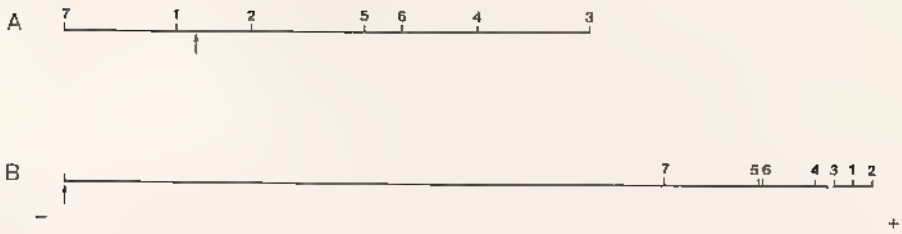


Fig. 40. : Relations interspécifiques déduites des mobilités électrophorétiques de LDH-$_1$ et LDH-$_5$ chez les mâles d'Iguanidés malgaches.

Légende : Le point d'application de l'extrait est indiqué par une flèche; le signe + marque le côté anodique; voir figure 22;

A : LDH-$_5$ du muscle squelettique; B : LDH-$_1$ du muscle cardiaque.

b) Isoenzyme LDH-$_1$.

Si l'on examine la mobilité électrophorétique de l'isoenzyme anodique LDH-$_1$, on retrouve les principales caractéristiques de LDH-$_5$. La position de cet isoenzyme est nettement moins anodique chez *Chalarodon madagascariensis* que chez les Oplures. Ces derniers, sont assez bien groupés : *Oplurus saxicola* et *O. grandidieri* presque identiques, sont les plus lents, à leur voisinage immédiat se trouve *O. fierinensis; O. cyclurus* et *O. c. cuvieri* sont les plus rapides. La position de LDH-$_1$ chez *O. quadrimaculatus* est, là aussi, relativement variable, tantôt en avant du groupe *O. c. cuvieri-O. cyclurus*, tantôt entre ces deux espèces ou même en arrière.

IX. — Protéines sériques

Nous nous sommes limités à comparer les proportions relatives des différentes fractions protéiques, séparées par électrophorèse pour chacune des sept espèces d'Iguanidés malgaches. Bien que de nombreux travaux aient été effectués dans ce domaine, notamment chez les Mammifères — les Primates en particulier — et chez les Poissons, les investigations à orientation phylogénétique ou zoogéographique sont relativement moins étendues chez les Reptiles (par exemple, W. Frair, 1964 et 1972, sur les relations entre Tortues; G.C. Gorman et H.C. Dessauer, 1965, sur les *Anolis* (Iguanidés) des Antilles; J.H. Waters, 1969, sur les populations insulaires du Chélonien *Chrysemys picta*).

IX—1 : *Matériel et méthodes.*

Les animaux, de provenance indiquée dans le tableau 31, sont à jeun depuis 48 heures, un jeûne prolongé pouvant provoquer une diminution de la fraction albuminique. Les sexes sont séparés et nous n'utilisons que les sérums de mâles car plusieurs auteurs, notamment A. Drilhon (1968), ont mis en évidence l'existence d'un dimorphisme sexuel dans les protéines sériques.

Le sang est recueilli après décapitation et le sérum conservé à — 25°C. Les échantillons étudiés sont des pools d'une dizaine de mâles de même origine géographique. Pour chaque espèce, 3 à 4 pools sont analysés.

Source : MNHN, Paris

Les électrophorèses sont pratiquées sur acétate de cellulose (Sebia) en tampon véronal sodique — HCl, à pH 8,6, sous une tension de 12 volts/cm.

La densité des différentes fractions est enregistrée sur un appareil Cellomatic Sebia ou Bender et Hobein, muni d'intégrateur.

IX—2 : *Résultats et discussion.*

La méthode employée permet de séparer cinq fractions protéiques principales dans les sérums d'*Oplurus* et de *Chalarodon*, certaines pouvant être dédoublées. En acétate de cellulose, les cinq fractions migrent du côté anodique, comme chez l'Homme. Le problème se pose de leur identification.

Chez les Reptiles, R.J. Masat et H.C. Dessauer (1968) ont étudié les propriétés des albumines plasmatiques chez 14 espèces de Reptiles. La fraction albuminique, ayant la plus grande mobilité anodique, est voisine de celle de l'Homme par son poids moléculaire et ses propriétés électrophorétiques. Chez *Oplurus* et *Chalarodon*, avec la méthode utilisée, le pourcentage de la sérumalbumine varie entre 30 et 40 % des protéines totales (tableau 36); c'est donc, comme chez l'Homme, la fraction la plus abondante du sérum. Nos données sont proches des résultats calculés d'après R.J. Masat et H.C. Dessauer (*loc. cit.* : 123, fig. 2), relatifs à trois Iguanidés américains : 45 % chez *Iguana iguana;* 33 % chez *Dipsosaurus dorsalis;* 42 % chez *Phrynosoma cornutum.*

Tableau 36 : Fractions protéiques du sérum des Iguanidés malgaches mâles, comparées à celles du sérum humain.

Espèces	Pourcentages				
	γ	β	α_2	α_1	A
O. cyclurus	10	20	20	13	37
O. c. cuvieri	11	15	21	13	40
O. quadrimaculatus	11	28	22	7	30
O. fierinensis	13	28	20	7	32
O. grandidieri	10	27	27	4	32
O. saxicola	9	23	28	4	36
Chalarodon madagascariensis	10	25	12	15	37
Homo sapiens	16	9	7	2	66

La mobilité électrophorétique de la sérumalbumine n'est pas identique chez les sept espèces d'Iguanidés malgaches. On peut distinguer un groupe rapide comprenant *Oplurus grandidieri* et *O. saxicola*, un groupe intermédiaire formé par *O. quadrimaculatus* et *O. fierinensis* et un groupe lent comprenant *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus*. Chez *Chalarodon madagascariensis*, la sérumalbumine est encore plus lente que chez ces deux derniers Oplures.

Source : MNHN, Paris

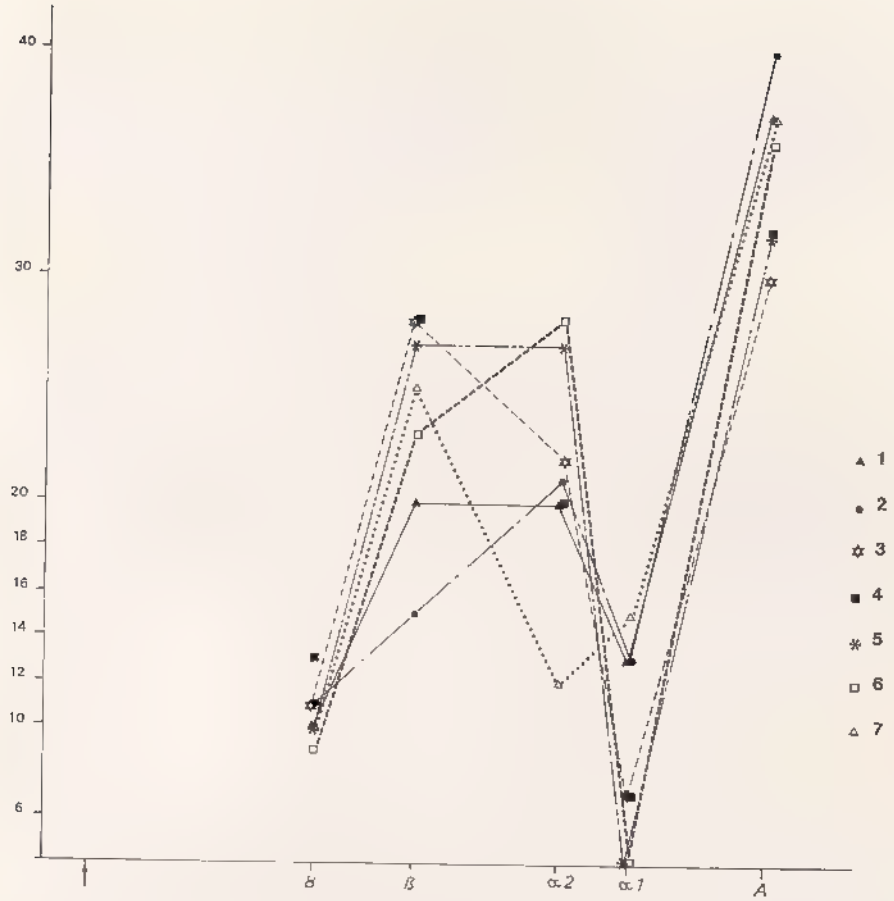


Fig. 41 : Pourcentages des cinq fractions protéiques du sérum des Iguanidés malgaches mâles. Légende : voir figure 15.

Les autres fractions protéiques du sérum ont été dénommées α_1, α_2, β et γ par analogie avec la migration de ces mêmes fractions globuliniques chez l'Homme. L'existence d'une fraction de mobilité γ est un indice de la présence éventuelle d'immunoglobulines chez ces Reptiles (fig. 41).

Les proportions relatives de ces fractions sont voisines dans les sept espèces envisagées, sauf pour les α-globulines. Les α_1 représentent la fraction la plus faible du sérum chez tous les Oplures rupicoles, par contre elle est deux fois plus élevée chez les Oplures arboricoles et chez *Chalarodon*. Remarquons, en outre, que *Chalarodon* est la seule espèce dont le taux d'α_1-globuline soit supérieur à celui des α_2. On soulignera l'importance de la fraction α_2 dans le genre *Oplurus ;* une teneur élevée en α_2-globulines a été mise en évidence dans le sérum de l'Iguanidé américain *Basiliscus americanus* (H.J. Lewis, 1964-65). Le pic des γ-globulines, assez élevé chez *Oplurus fierinensis* et *O. quadrimaculatus*, révèle l'hétérogénéité probable de cette fraction protéique. Certaines fractions sont même nettement dédoublées, notamment la fraction β chez *Chalarodon* et chez *O. c. cuvieri*.

Source : MNHN, Paris

En conclusion, *Chalarodon* semble assez distinct du genre *Oplurus* à la fois par la mobilité électrophorétique de sa sérumalbumine et par les pourcentages des autres fractions globuliniques du sérum. L'hétérogénéité de sa fraction β le rapproche plutôt d'*Oplurus c. cuvieri* et les proportions relatives de sa fraction α_1 le rapprochent à la fois d'*O. c. cuvieri* et d'*O. cyclurus*. A l'intérieur du genre *Oplurus* on constate surtout la proximité des deux espèces *O. saxicola* et *O. grandidieri*, et, à un moindre degré, celle d'*O. quadrimaculatus* et *O. fierinensis* d'une part, d'*O. cyclurus* et *O. c. cuvieri* d'autre part.

X. — Immunologie

Introduction. — Dans la perspective de cet ouvrage, nous nous sommes limités à la recherche de la parenté antigénique des protéines sériques chez les sept espèces d'Iguanidés malgaches.

Des études comparatives ont été effectuées dans ce domaine chez les Reptiles soit au niveau familial (W. Frair, 1964), soit au niveau générique (W. Frair, 1969), soit au niveau spécifique (D.W. George et H.C. Dessauer, 1970; G.C. Gorman et coll., 1971). Ces derniers auteurs apportent une analyse critique des travaux antérieurs.

X—1 : *Matériel et méthodes.*

1° Préparation des immunsérums (1).

Des sérums antiprotéines sériques totales ont été préparés contre deux espèces d'Oplures : un rupicole *Oplurus quadrimaculatus* et un arboricole *O. c. cuvieri*. Des pools de sérums d'animaux mâles, dont l'origine est indiquée dans le tableau 31, furent seuls utilisés pour l'immunisation de deux lapins.

Le même protocole d'immunisation a été suivi dans les deux cas. Les animaux reçoivent une première injection intradermique d'un mélange de 0,5 ml de sérum (environ 30 mg de protéines) et 1 ml d'adjuvant complet de Freund. Quinze jours après, on procède à une deuxième injection intradermique d'un ml de sérum. Puis les injections sont sous-cutanées et régulièrement espacées par une semaine de repos. L'immunsérum est prélevé huit jours après la troisième injection sous-cutanée et conservé à — 25°C après addition de merthiolate (concentration finale 1/5 000). Par la suite, on pratique des rappels en injectant 1 ml de sérum.

2° Techniques sérologiques.

— Immunodiffusion :

Les tests d'immunodiffusion simple sont pratiqués selon la technique de O. Ouchterlony (1948), en gel d'agar (Bacto-agar Difco à la concentration de 1 % en tampon véronal, à pH 8,2). L'incubation se fait à 4° C.

Les sérums des sept espèces d'Iguanidés malgaches sont testés contre les deux immunsérums dilués dans un tampon Tris 0,1 M à pH 8,2.

(1) Les immunsérums ont été préparés à l'Institut Pasteur de Tananarive, dans le service du Docteur J. Richaud.

Source : MNHN, Paris

Quand la réaction antigène-anticorps est terminée, les gels sont lavés dans du Tris 0,01 M pour éliminer les protéines n'ayant pas précipité, puis séchés à l'étuve. La coloration générale des protéines a été faite au vert lumière. Les estérases carboxyliques sont révélées par l'orthodianisidine diazotée en présence d'acétate de β-naphtyle (J. Uriel, 1960).

— Immunoélectrophorèse :

Les analyses immunoélectrophorétiques (P. Grabar et C.A. Williams, 1955) sont pratiquées dans un gel identique à celui qui est utilisé pour les tests d'immunodiffusion. Les électrophorèses sont développées sous un potentiel de 10 ou 12 volts/cm, appliqué pendant 1 h 30 à 20°C ou 4°C.

Le développement de la réaction antigène-anticorps et le lavage des gels se font à 4°C.

Les réactions de caractérisation sont les mêmes que celles utilisées pour les tests d'immunodiffusion simple.

Absorption : Les deux pools de sérums ont été absorbés par du sérum de *Chalarodon madagascariensis* mâle. A 1 ml d'immunsérum, on ajoute 1 ml de sérum de *Chalarodon*; le mélange est porté à 37°C pendant 1 heure, puis à 4°C pendant 18 heures. Après centrifugation, le surnageant est porté à 50 % de saturation en sulfate d'ammonium et incubé à 4°C pendant deux heures. La préparation est centrifugée puis le précipité est repris avec du tampon phosphate (0,05 M; pH = 7,35) pour obtenir le même volume que l'immunsérum initial. Une deuxième absorption a été nécessaire pour épuiser l'immunsérum antiprotéines sériques d'*Oplurus quadrimaculatus*.

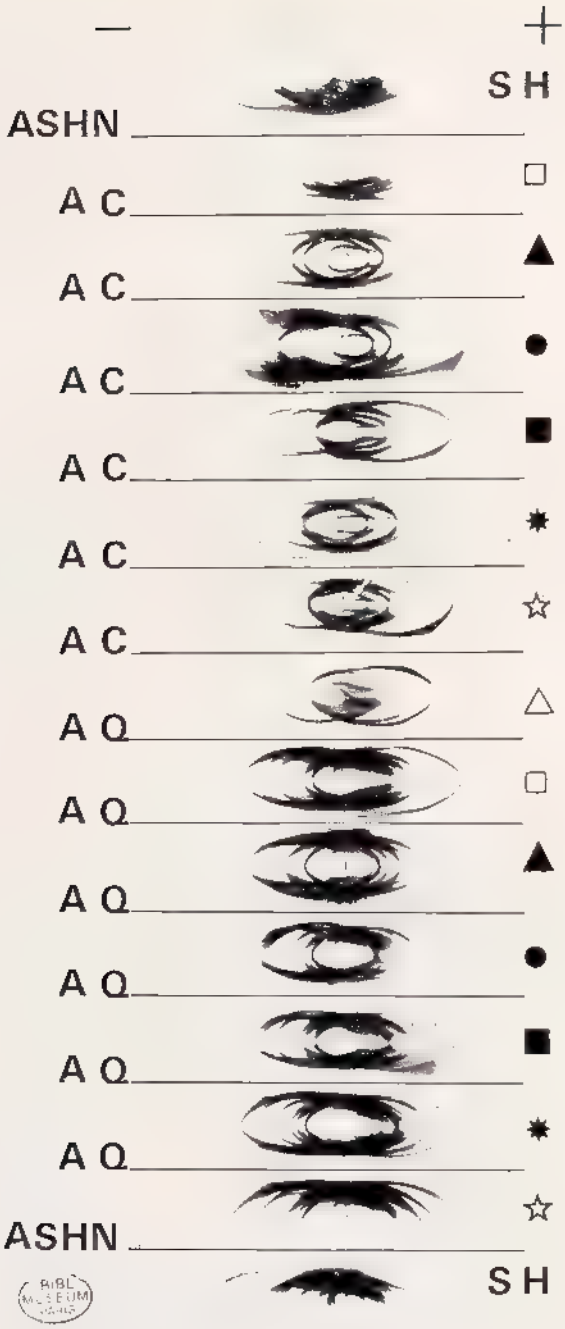
X—2 : *Résultats.*

L'immunsérum anti-sérum d'*Oplurus quadrimaculatus* permet de dénombrer quinze précipités en réaction homologue immunoélectrophorétique. L'albumine constitue le composé le plus important du groupe rapide. La majorité des précipités se trouve dans les zones de mobilité α_2 et β, la zone α_2 apparaissant très complexe.

Si l'on teste les sérums des cinq autres espèces d'Oplures contre le même immunsérum anti-*Oplurus quadrimaculatus*, on obtient respectivement (pl. XX) : treize précipités avec *O. grandidieri* et *O. saxicola*, onze avec *O. fierinensis* et dix avec *O. cyclurus* et *O. c. cuvieri* (tableau 37). La parenté antigénique semble donc plus étroite entre les protéines sériques d'*Oplurus quadrimaculatus* et celles d'*O. saxicola* et d'*O. grandidieri* qu'avec les autres espèces, les plus éloignées étant les espèces arboricoles, *O. c. cuvieri* et *O. cyclurus*. La présence de huit précipités entre le sérum de *Chalarodon madagascariensis* et l'immunsérum anti-*Oplurus quadrimaculatus* atteste une parenté antigénique relative entre ces deux genres.

D'autre part, le deuxième immunsérum de lapin, dirigé contre les protéines sériques d'*Oplurus c. cuvieri* permet de dénombrer douze précipités en réaction homologue; dix avec les sérums d'*O. cyclurus* et *O. saxicola*, neuf avec ceux d'*O. quadrimaculatus*, *O. grandidieri* et *O. fierinensis* et seulement six avec *Chalarodon madagascariensis* (pl. XX). En ce qui concerne l'antigénicité de ses protéines sériques, *O.c. cuvieri* semble aussi proche d'*O. cyclurus* que d'*O. saxicola* et un peu plus éloigné d'*O. grandidieri*, *O. quadrimaculatus* et *O. fierinensis*.

Source : MNHN, Paris



Pl. XX : Analyse immunoélectrophorétique du sérum des Iguanidés malgaches.
Légende : AC = sérum antisérum d'*Oplurus c. cuvieri*; AQ = sérum antisérum d'*O. quadrimaculatus*; ASHN = sérum antisérum humain normal; SH = sérum humain; symboles : voir figure 39.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 37 : Arcs de précipitation obtenus par l'analyse immunoélectrophorétique des protéines sériques.

Sérum	Immunsérum anti-sérum de	
	Oplurus quadrimaculatus	*Oplurus c. cuvieri*
O. cyclurus	10	10
O. c. cuvieri	10	12
O. quadrimaculatus	15	9
O. fierinensis	11	9
O. grandidieri	13	9
O. saxicola	13	10
Chalarodon madagascariensis	8	6

Enfin, en utilisant comme substrat l'acétate de β-naphtyle on peut caractériser sur les analyses immunoélectrophorétiques deux estérases carboxyliques. L'une d'entre elles migrant avec le groupe rapide, au voisinage de la sérumalbumine, semble identique dans les sérums des sept espèces. Elle forme un arc flou qui fixe aussi les colorants des protéines. La deuxième du groupe α_2 ne fixe pas les colorants des protéines et paraît avoir une mobilité plus rapide chez *Oplurus fierinensis* que chez les six autres espèces, y compris *Chalarodon madagascariensis*. Après absorption de l'immunsérum anti-*Oplurus c. cuvieri* par du sérum de *Chalarodon*, aucune des deux estérases ne peut être mise en évidence par immunodiffusion simple chez aucune espèce, ni même chez *Oplurus fierinensis*. Ceci montre qu'elles sont antigéniquement semblables dans les sept espèces d'Iguanidés malgaches; *Oplurus fierinensis* étant distinct des six autres espèces par la mobilité de son estérase-α_2.

X—3 : *Discussion et conclusion.*

Remarquons tout d'abord que les deux immunsérums que nous avons utilisés ne sont pas équivalents. L'immunsérum anti-sérum d'*Oplurus c. cuvieri* ne donne que 12 précipités en réaction homologue, alors que celui préparé contre *Oplurus quadrimaculatus* en fournit 15. Les résultats obtenus avec ces deux immunsérums sont complémentaires, le deuxième permet une meilleure discrimination entre les espèces.

L'analyse immunoélectrophorétique met en évidence une parenté antigénique entre les deux genres *Oplurus* et *Chalarodon* en ce qui concerne huit protéines sériques dont deux estérases. A l'intérieur du genre *Oplurus*, nous retrouvons ici l'opposition entre les espèces arboricoles et rupicoles. Parmi les rupicoles, les affinités sont très grandes entre *O. saxicola* et *O. grandidieri*. *Oplurus quadrimaculatus* semble plus proche de ce couple qu'il ne l'est d'*O. fierinensis*. Cette dernière espèce apparaît, d'autre part, originale en ce qui concerne la mobilité électrophorétique de son estérase α_2. L'étude de ces constituants présente donc de l'intérêt en sérologie comparée ainsi que l'a montré M. KAMINSKI (1964-1965, 1969) chez certaines familles d'Oiseaux.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Nous ne nous sommes pas, ici, attachés à décrire des formes taxonomiques nouvelles dans le matériel que nous avons rassemblé. La diagnose des espèces d'Iguanidés malgaches est ancienne : elle date du début du siècle et ni F. Mocquard, en 1909, dans son synopsis, ni F. Angel, en 1942, dans son volume sur les Lézards de Madagascar, n'y ont apporté de modifications (si ce n'est que ce dernier auteur fonde, pour la population d'*Oplurus cuvieri*, isolée sur la Grande Comore — à la limite de notre dition —, une sous-espèce *O. cuvieri comorensis*, sur des critères apparemment discutables ou insufffisants). Nous nous sommes limités à signaler l'intérêt des *Oplurus saxicola* vivant dans l'amphithéâtre de l'Ivakoany, qui diffèrent par leur coloration de ceux de l'Extrême-Sud et de l'Horombe, et la nécessité d'informations complémentaires, en particulier aux limites de distribution, les subdivisions infraspécifiques ne traduisant trop souvent que l'expression de quelques gènes allèles.

Notre effort a consisté à acquérir une idée aussi complète que possible de chacune des espèces en dégageant, notamment, l'étendue de ses variations morphologiques et la diversité des milieux qu'elle occupe (nous n'avons pu le faire pour les caryotypes et la sérologie). Nous discuterons, dans cette conclusion, des relations que nous avons établies aux niveaux générique et spécifique, et nous rechercherons, dans leur contexte général, les tendances évolutives qui ont pu, avec quelque probabilité, s'exercer sur ce groupe ainsi que les structures qu'elles ont affectées. Notre analyse qui est phénologique et « horizontale », ne peut que suggérer un schéma phylogénétique car nous ne connaissons rien des vitesses d'évolution. Nous ne concluerons donc pas sur un dendrogramme ou un cladogramme; pour éviter, de plus, l'arbitraire introduit par le codage et la pondération des données, nous ne terminerons pas par un traitement en taxonomie numérique (une analyse mathématique a été réservée aux seules données biométriques : fig. 21).

I. — Synthèse des résultats

1° Relations entre les genres *Chalarodon* et *Oplurus*.

Parmi les éléments rassemblés dans cette étude, nous relevons, sur le plan générique, des divergences morphologiques (taille, écaillure, ornementation de l'hémipénis, etc.) et structurales (composition qualitative et quantitative des zymogrammes de la lactico-déshydrogénase, mobilité, antigénicité et importance relative des fractions des protéines sériques). Notons que la présence d'écailles latérales sur les doigts de *Chalarodon madagascariensis* est un caractère adaptatif à sa vie sabulicole.

Par contre, les deux genres malgaches possèdent en commun un nombre important de caractères, comme l'indique le tableau 38. De plus, deux estérases sériques sont immunologiquement identiques. Pour les caractères suivants, *Chalarodon* est même plus proche de certaines espèces d'*Oplurus* que celles-ci ne le sont entre elles :

— écailles nuchales présentes chez *Chalarodon* et les seuls Oplures arboricoles;

Source : MNHN, Paris

— écailles caudales de taille moyenne et modérément acuminées chez *Chalarodon* et les Oplures rupicoles;

— *pattern* fondamental très net chez *Chalarodon*, *O. quadrimaculatus*, et à un degré moindre, *O. cyclurus*;

— dents ptérygoïdiennes absentes seulement chez les trois Oplures rupicoles spécialisés;

— mouvement de parade proche de celui d'*Oplurus quadrimaculatus* et *O. fierinensis* (fig. 33);

— valeurs caractéristiques des macrochromosomes voisines chez tous les Iguanidés malgaches, excepté *O. cyclurus*;

— identité immunologique et électrophorétique des deux estérases chez *Chalarodon* et tous les Oplures, sauf *O. fierinensis*.

2° Relations entre les espèces du genre *Oplurus* (fig. 42).

a) Deux groupes, les Oplures arboricoles et les Oplures rupicoles, s'opposent par de nombreux caractères aussi divers que :

— la morphologie externe, générale : relations biométriques des proportions corporelles (fig. 20) ou particulière : écaillure nuchale et caudale;

— la morphologie interne : nombreuses particularités du crâne osseux (fig. 25 et 27), de la mandibule (fig. 28), de la denture (fig. 29);

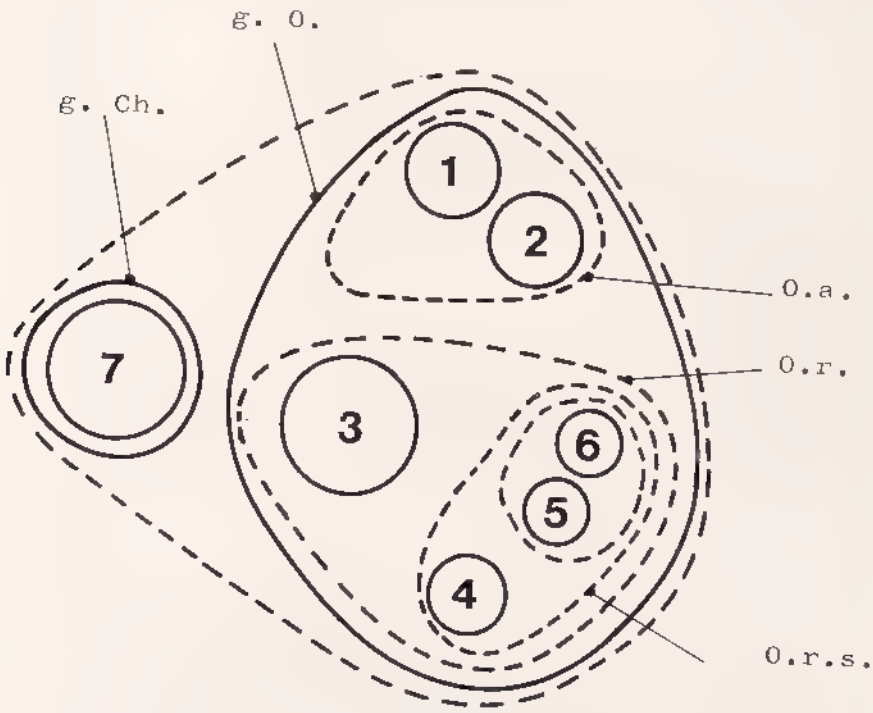


Fig. 42 : Principales relations phylogénétiques entre les Iguanidés malgaches. Légende : g. Ch. : genre *Chalarodon*; g. O. : genre *Oplurus*; O. a : Oplures arboricoles; O. r (s) : Oplures rupicoles (spécialisés); voir figure 22.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 38 : Importance des affinités entre *Chalarodon madagascariensis* et les différentes espèces d'Oplures.

Eléments de comparaison	*Oplurus*					
	cyclurus	*c. cuvieri*	*quadri-maculatus*	*fierinensis*	*grandi-dieri*	*saxicola*
Ecaillure :						
dorso-nuchale	+	+				
caudale		+	++	++	++	++
post-cloacale			+	+++	++	++
Coloration :						
variabilité	++	++	+++		+	+
pattern fondamental	++	+	+++			+
nuptiale des mâles	+	+			+	+++
Biométrie :						
hauteur relative du corps	+++	+++	+			
longueur relative de la queue		+	+++	++	+++	+++
Hémipénis :						
morphologie et ornementation	++		+			
Squelette céphalique :						
morphologie osseuse	+	+				
dents ptérygoïdiennes	+	+	+			
Mouvements de parade :						
structure			+++	++	+	+
Répartition :						
aire chorologique	+++		+			+
Caryotypes :						
caractéristiques des macrochromosomes		++	+	+	++	
Lactico-déshydrogénase :						
pourcentage des isoenzymes :						
cœur			+	+	+	+
muscle	+					
mobilité des isoenzymes	+					
Protéines sériques :						
mobilité de la sérumalbumine	++	++	+	+		
pourcentage des α_1-globulines	+	+				
Spécificité antigénique :						
protéines sériques	+	+				

Source : MNHN, Paris

— le comportement : mouvements de parade (fig. 33) et choix des abris;

— les caractéristiques de quelques-unes de leurs protéines sériques et tissulaires : pourcentage et mobilité des isoenzymes de la lactico-déshydrogénase (fig. 40), mobilité de la fraction albuminique, comportement immunologique et spécificité antigénique des protéines sériques.

b) Ces mêmes différents caractères concourent, le plus souvent, à distinguer, parmi les Oplures rupicoles, *O. quadrimaculatus* des trois autres espèces qui apparaissent morphologiquement plus spécialisées dans l'occupation des fissures étroites.

c) Deux d'entre elles, *O. grandidieri* et *O. saxicola* sont particulièrement proches pour la grande majorité de nos investigations, qu'elles soient :

- morphologiques : écaillure, biométrie (fig. 20 et 21);
- éthologiques : type de fissures utilisées comme abri, mouvement de parade, réaction particulière d'évitement : lorsque l'animal effrayé ne peut rejoindre directement son refuge, il décrit de rapides spirales, irrégulières et saccadées, à la manière des araignées Solénopides auxquelles on a retiré brusquement l'écorce ou la pierre servant d'abri;
- structurales : pourcentage et mobilité des isoenzymes de LDH, mobilité de la sérumalbumine, spécificité immunologique des protéines sériques.

Ces affinités nombreuses traduisent une parenté étroite et non une simple convergence adaptative. Cependant, quelques différences dans l'ornementation des hémipénis, la coloration nuptiale, la structure des macrochromosomes, indiquent qu'il ne s'agit pas d'espèces-jumelles.

3° Affinités interspécifiques entre les Iguanidés malgaches.

Nous préciserons la position relative de chaque espèce ou groupe d'espèces dont nous venons de dégager, ci-dessus, l'originalité. Le problème se pose, en particulier, des relations de *Chalarodon* avec les deux groupes d'Oplures et des affinités d'*Oplurus quadrimaculatus* et d'*O. fierinensis*.

a) Affinités de *Chalarodon* avec les deux groupes d'Oplures (tableau 38).

Lorsque nous citerons une espèce, ces affinités la concernent plus particulièrement :

— avec les Oplures arboricoles : écaillure dorso-nuchale, hauteur relative du corps et forme générale du squelette, morphologie de l'hémipénis (*O. cyclurus*), aire chorologique (*O. cyclurus*), mobilité de LDH-$_5$ (*O. cyclurus*), proportions des groupes de protéines sériques et relations immunologiques;

— avec les rupicoles : écaillure caudale et post-cloacale, longueur relative de la queue, mouvement de parade (*O. quadrimaculatus*), proportions des isoenzymes de LDH dans le muscle cardiaque;

— par quelques caractères, *Chalarodon* est proche de représentants de l'un et l'autre groupes : *pattern* fondamental (*O. quadrimaculatus* et *O. cyclurus*), valeurs caractéristiques des macrochromosomes (*O. c. cuvieri* et *O. grandidieri*), mobilité des isoenzymes de LDH (Oplures arboricoles : LDH-$_5$, Oplures rupicoles : LDH-$_1$).

Dans le cadre des informations recueillies, *Chalarodon* possède donc des affinités sensiblement équivalentes avec chaque groupe d'Oplures.

Source : MNHN, Paris

b) *O. quadrimaculatus* occupe une position spéciale, intermédiaire entre les deux groupes d'Oplures, pour de nombreux caractères de morphologie : relations biométriques (fig. 20, 23 et 28), d'ostéologie crânienne ayant trait aux proportions générales (fig. 25), qui sont une redondance partielle du cas prédédent, à la forme des prémaxillaires et des fenêtres sous-orbitaire et interptérygoïdienne (fig. 27), à la denture marginale (fig. 29), et de structure protéique (mobilité de la sérumalbumine).

Par ailleurs, ses affinités avec *Chalarodon* sont particulièrement fortes, ainsi que l'atteste le tableau 38. Si nous qualifions de plésiomorphe un caractère présent à la fois dans les deux genres, *O. quadrimaculatus* paraît plus primitif que les autres Oplures. On remarquera que c'est l'espèce qui a le polymorphisme le plus élevé pour la coloration, la mobilité des isoenzymes de LDH et quelques groupes de protéines sériques, ainsi que la distribution chorologique et altitudinale la plus vaste : c'est le seul Iguanidé dont l'extension recouvre tous les bioclimats depuis le sub-aride jusqu'à la limite du perhumide exclus, et passe de 0 à 2 000 m d'altitude, alors que les autres espèces n'excèdent guère 1 000 m.

c) *O. fierinensis* occupe, le plus souvent, l'une ou l'autre des deux situations suivantes :

— au voisinage d'*O. quadrimaculatus* et, en général, entre cette espèce et le couple *O. grandidieri* - *O. saxicola*, pour différents caractères du squelette céphalique (fig. 25 et 28) et de la denture (fig. 29), la structure du mouvement de parade (fig. 33), les valeurs caractéristiques des macrochromosomes (fig. 39), la mobilité de l'isoenzyme LDH-$_1$ (fig. 40) et de la sérumalbumine, les affinités immunologiques des protéines sériques;

— plus évolué que les deux espèces *O. grandidieri* et *O. saxicola*, pour ses relations biométriques (fig. 20 et 23), la forme des fenêtres du plancher crânien (fig. 27); son originalité est encore accrue par la mobilité électrophorétique de son α_2 estérase.

Ces différents Oplures apparaissent donc constitués par une mosaïque de caractères, plus ou moins évolués. De même, par exemple, *O. cyclurus*, très particulier par la morphologie de son écaillure caudale et les valeurs caractéristiques de ses macrochromosomes, conserve divers caractères plésiomorphes, comme la morphologie de son hémipénis, une coloration assez proche du *pattern* fondamental et un rapport élevé d'expression de H et M dans le codage de la LDH.

Nous avons observé, dans l'ensemble, une excellente concordance des résultats de nos différentes investigations. Les considérations fournies par le comportement, les caryotypes, les caractéristiques des protéines sériques et tissulaires, ont en général corroboré, souvent nuancé, les conclusions qui auraient découlé d'une étude limitée à la morphologie.

Les processus de diversification des espèces affectent, dans un organisme, de nombreuses structures, sans relation évidente avec leur adaptation au milieu.

II. — Relations phylogénétiques

Les affinités établies entre les deux genres malgaches paraissent suffisamment importantes pour corroborer la conclusion de R. Etheridge (1965) qui, d'après la configuration de leurs côtes ventrales, attribue aux Iguanidés malgaches une

Source : MNHN, Paris

originalité que ne partage pas le genre *Brachylophus* des îles Fidji, ainsi que celle de G.C. Gorman et coll. (1971) qui, se basant sur la spécificité antigénique de son albumine, montre qu'*Oplurus cuvieri* est un Iguanidé vrai qui a divergé depuis longtemps de l'espèce *Iguana iguana*.

Les considérations suivantes peuvent en être déduites, avec une certaine sécurité :

1° Les deux genres actuels sont susceptibles de dériver directement d'un ancêtre commun dont nous avons dégagé quelques caractéristiques concernant, en particulier, sa morphologie externe (allure générale, écaillure et pattern de coloration : fig. 18) et interne (squelette céphalique et denture), son mouvement de parade et les caractéristiques approximatives de ses macrochromosomes.

Le lieu d'élection des Iguanidés à Madagascar est le Sud et l'Ouest de l'île, à climat caractérisé par une réduction de la pluviométrie, des températures élevées en saison chaude et un ensoleillement important toute l'année. Ces conditions paraissent réaliser l'optimum climatique actuel pour ce taxon. Une seule espèce, *Oplurus quadrimaculatus*, a son aire chorologique qui s'étend sur les Hautes Terres Centrales. Sa répartition fragmentée semble y jalonner les témoins d'une ancienne pénéplaine tertiaire, de même que, par exemple, *Scelotes igneocaudatus* (Scincidés) observé sur le plateau Mahafaly, l'Itremo et l'Ibity.

Comme pour *Chalarodon* (C.P. Blanc, 1969 *a*), les températures minimales de saison fraîche semblent le facteur thermique limitant mais non les valeurs estivales élevées (fig. 37); la pluviométrie, en liaison possible avec une insolation insuffisante, est un facteur limitant prépondérant en saison chaude. Ces considérations présentent quelque intérêt paléoclimatologique pour Madagascar.

L'importance biogéographique de cet ancêtre commun hypothétique est d'accroître la crédibilité de l'hypothèse d'un peuplement aléatoire de Madagascar, pour cette famille de Reptiles.

2° De cet ancêtre commun, auraient dérivé, d'une part, *Chalarodon* par adaptation à la vie sabulicole et d'autre part *Oplurus*, renfermant chacun des potentialités multiples qui se traduisent par le polymorphisme morphologique (coloration) et structural (protéinogrammes sériques) du premier, resté monospécifique, et la polytypie du second. Cette différence dans l'évolution des deux phylums génériques nous paraît être d'origine éco-éthologique : *Chalarodon* a pour habitat les terrains sablonneux meubles où il creuse ses terriers, alors que la vie des Oplures est organisée autour de supports rigides dont ils utilisent les cavités naturelles comme abris-refuges. Deux voies évolutives ont orienté la différenciation spécifique des Oplures : les cavités de section circulaire dans les rochers et, par excellence, dans les arbres, sont utilisées par les deux espèces à mœurs surtout arboricoles, de distribution allopatrique; les fentes des rochers sont le fief des quatre formes rupicoles. Parmi celles-ci, on distingue trois espèces spécialisées dans l'occupation des fissures les plus étroites, non sympatriques entre elles, mais coexistant avec *Oplurus quadrimaculatus*. Nous avons vu que cette quatrième espèce a conservé beaucoup de caractères plésiomorphes, est la plus polymorphe, et présente la distribution chorologique et altitudinale la plus vaste.

Les trois espèces spécialisées ont subi des modifications concomitantes de l'écaillure (finesse du tégument dorsal, tandis que les écailles des membres postérieurs, agrandies et acuminées, ont un rôle locomoteur), des proportions du corps (fig. 22)

Source : MNHN, Paris

et du squelette céphalique (fig. 30 et 31), de la denture (disparition des dents ptérygoïdiennes) et du comportement (accroissement de la sociabilité). L'adaptation des espèces à des abris différents semble avoir été l'agent essentiel de leur évolution. La faune herpétologique malgache renferme d'ailleurs un autre exemple intéressant, avec la sous-famille des Gerrhosauridés. Des deux genres endémiques *Tracheloptychus* et *Zonosaurus*, le premier, à l'instar de *Chalarodon*, a une distribution limitée aux régions sablonneuses du Sud et du Sud-Ouest et ne renferme que deux espèces affines : *T. madagascariensis* et *T. petersi*; *Zonosaurus*, au contraire, occupe la totalité des domaines climatiques de l'île et s'est diversifié en une dizaine d'espèces. Des études ultérieures sont, certes, nécessaires pour développer ce parallélisme, mais, d'après notre expérience du terrain, cette adaptation paraît à dominante écologique pour les Gerrhosauridés, et éthologique pour les Iguanidés. Nous avons, en effet, signalé la distribution généralement très précise, des Oplures rupicoles : *O. quadrimaculatus*, bien qu'étant susceptible d'utiliser tous les types de fentes rocheuses de dimension suffisante, n'occupe que les diaclases quand il est en sympatrie avec *O. grandidieri* ou *O. saxicola*.

En résumé, nous avons montré d'importantes similitudes entre les deux genres d'Iguanidés malgaches, ainsi que la probabilité de leur dérivation directe à partir d'un ancêtre commun dont nous avons indiqué quelques caractéristiques.

L'adaptation à différents types d'abris naturels paraît être la cause essentielle de la diversification des Oplures. Dans l'ensemble, les deux groupes arboricale et rupicole ont réalisé des divergences comparables, en liaison avec l'habitat, la locomotion et la défense contre les prédateurs. Parmi les Oplures rupicoles, une espèce polymorphe, à large distribution, conserve beaucoup de caractères primitifs; deux autres ont entre elles d'étroites affinités.

Nous préciserons, enfin, qu'un intérêt essentiel de cette étude, limitée aux seuls Iguanidés malgaches, est de regrouper un ensemble de documents qui pourront, ultérieurement, être utilisés dans une analyse des relations phylogénétiques au sein de cette famille. Il sera alors possible de conclure avec une plus grande sécurité sur l'origine et les affinités des représentants vivant à Madagascar.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANGEL, F.

1. 1930. Sur l'habitat d'un certain nombre de Lézards de Madagascar. *Bull. Acad. malgache*; nelle série, *13* : 109-116.
2. 1931. Contribution à l'étude de la faune de Madagascar — Reptilia et Batrachia. Faune Colon. Françaises, *4* (5) : 495-560.
3. 1934. Sur une collection de Reptiles et de Batraciens de Madagascar. Faune Colon. Françaises, *5* (6) : 311-320.
4. 1942. Les Lézards de Madagascar. *Mém. Acad. malgache*, *36* : 193 p.
5. 1950. Reptiles et Amphibiens de Madagascar faisant partie des collections du Musée Zoologique de Strasbourg. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, *22* (5) : 553-558.

APPELLA, E. et MARKERT, C.L.

6. 1961. Dissociation of lactate dehydrogenase into subunits with guanidine hydrochloride. *Biochem. Biophys. Res. Communic.*, *6* : 171-176.

ARNOULT, J. et BAUCHOT, R.

7. 1963. Compte-rendu de mission à Madagascar (octobre 1962 - janvier 1963). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2e série, *35* (3) : 219-227.

AVERY, D.F. et TANNER, W.W.

8. 1970. Speciation in the Fijan and Tongan Iguana *Brachylophus* (Sauria, Iguanidae) with the description of a new species. *The Great Basin Naturalist*, *30* (3) : 166-169.

BAHL, O.P. et SMITH, E.L.

9. 1965. Amino-acid sequence of rattlesnake heart cytochrome c. *J. Biol. Chem.*, *240* : 3585-3593.

BARBOUR, Th.

10. 1918. Vertebrata from Madagascar. — Amphibia and Reptilia. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, *61* (14) : 483.

BAUCHOT, R., PLATEL, R. et PETERMANN, R.

11. 1972. La variabilité pondérale de quelques organes chez l'Agame (Margouillat) *Agama agama* (L.) (Reptilia, Sauria, Agamidae). *Zool. Anz.*, Leipzig, *188* (5-6) : 316-338.

BLANC, C.P.

12. 1965. Etudes sur les Iguanidae de Madagascar : I. — Le squelette de *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, nelle série, (A), *33* (3) : 93-146.
13. 1969 *a*. Etudes sur les Iguanidae de Madagascar : II. — Observations sur l'écologie de *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854. *Oecologia*, Berlin, (2) : 292-318.
14. 1969 *b*. Etudes sur les Iguanidae de Madagascar : IV. — Morphologie de l'ovaire de *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854. *Bull. Soc. zool., France*, *94* (4) : 631-640.
15. 1969 *c*. Contribution à l'étude de quelques aspects de la reproduction de *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854 (Reptilia, Iguanidae). Thèse Doctorat Etat, Sci. nat.; Paris (A.O. 3127); 2 vol., 157 p.
16. 1970. Analyse des facteurs de l'environnement dans l'aire de répartition de *Chalarodon madagascariensis*; leurs implications biologiques. *Annales Univ. Madagascar* (*Sciences*), *7* : 279-306.

Source : MNHN, Paris

17. 1971 *a*. Etudes sur les Iguanidae de Madagascar : V. — Evolution de l'ovocyte intraovarien chez *Chalarodon madagascariensis* Peters, 1854 : Observations histologiques et histochimiques. *Annales Univ. Madagascar (Sciences)*, *8* : 179-204.

18. 1971 *b*. Etudes sur les Iguanidae de Madagascar : VI. — Observations sur la structure et la signification des cellules folliculeuses ovocytaires chez *Chalaradon madagascariensis* Peters, 1854. *Annales Univ. Madagascar (Sciences)*, *8* : 205-224.

19. 1971 *c*. Etudes sur les Iguanidae de Madagascar : VII. — Contribution à l'étude de quelques aspects de la reproduction de *Chalarodon madagascariensis* Peters. 1854; résumé thèse. *Annales Univ. Madagascar (Sciences)*, *8* : 225-228.

20. 1972. Les Reptiles de Madagascar et des îles voisines; *in* G. Richard-Vindard et R. Battistini, Biogeography and ecology in Madagascar. W. Junk, La Hague : 501-604.

Blanc, C.P. et Blanc, F.

21. 1967. Observations écologiques sur les Sauriens du Mont Bity. *Annales Univ. Madagascar (Sciences)*, *5* : 57-65.

Blanc, C.P. et Carpenter, C.C.

22. 1969. Studies on the Iguanidae of Madagascar : III. — Social and reproductive behavior of *Chalarodon madagascariensis*. *Journal of Herpetology*, *3* (3-4) : 125-134.

Blanc, F.

23. 1972. Le développement de *Chamaeleo lateralis* Gray, 1831 (Reptilia, Chamaeleontidae) : aspects morphologiques et enzymologiques. Thèse Doctorat Etat, Sci. nat.; Paris (A.O. 7614), 162 p.

Boettger, O.

24. 1877. Die Reptilien und Amphibien von Madagascar. *Abhandl. Senck. naturf. Gesell.*, *11* : 1-55.

25. 1913. Reptilien und Amphibien von Madagaskar den Inseln und dem Festland Ostafrika — Sammlung Voeltzkow 1899-1895 und 1903-1905, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905. Wissensch. Ergeb., *3* (4) : 269-375.

Boulenger, G.A.

26. 1885. Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History); Taylor et Francis, London : 128-130.

Caballero R., G.

27. 1968. Contribution à la connaissance des Nématodes de Sauriens malgaches. *Ann. Parasit. hum. comp.*, *43* (3) : 149-200.

Cahn, R.D., Kaplan, N.O., Levine, L. et Zwilling, E.

28. 1962. Nature and development of lactic dehydrogenases. *Science*, *136* : 962-969.

Carpenter, C.C.

29. 1961 *a*. Patterns of social behavior of Merriam's canyon lizard (*Sceloporus m. merriami* - Iguanidae). *Southwest. Nat.*, *6* (3-4) : 138-148.

30. 1961 *b*. Patterns of social behavior in the desert iguana, *Diposaurus dorsalis*. *Copeia*, (4) : 396-405.

31. 1962 *a*. A comparison of the patterns of display of *Urosaurus*, *Uta*, and *Streptosaurus*. *Herpetologica*, *18* (2) : 145-152.

32. 1962 *b*. Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. *Amer. Midl. Nat.*, *67* (1) : 132-151.

33. 1963. Patterns of behavior in three forms of the fringetoed lizards (*Uma*, Iguanidae). *Copeia*, (2) : 406-412.

34. 1965. The display of the Cocos Island anole. *Herpetologica*, *21* (4) : 256-260.

Source : MNHN, Paris

35. 1966 *a*. The marine iguana of the Galapagos Islands, its behavior and ecology *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4 th series, *34* (8) : 329-376.

36. 1966. Comparative behavior of the Galapagos lava lizards (*Tropidurus*). *Proc. Galapagos Int. Sci. Project.* Calif. Univ. Press, *35* : 269-273.

37. 1967. Agression and social structure in iguanid lizards; *in* W. W. Milstead, Lizard Ecology, A Symposium; Univ. Missouri Press, Columbia : 87-105.

Chan, S.K., Tulloss, I. et Margoliash, E.

38. 1966. Primary structure of the cytochrome c from the snapping turtle *Chelydra serpentina*. *Biochemistry*, *5* : 2586-2597.

Claassen, L.

39. 1963. Chalarodon, een dwergleguaantje van Madagaskar. *Lacerta*, *22* : 10.

Clarke, R.L.

40. 1963. An ethological study of the iguanid lizards genera *Callisaurus*, *Cophosaurus* and *Holbrookia*. *Emporia State Res. Studies*, *13* : 1-66.

Cuénot, L. et Tétry, A.

41. 1951. L'évolution biologique; Masson édit., Paris : 592 p.

Cuvier, G.

42. 1829. Le Règne animal; Déterville édit., Paris, *2*.

Dowling, H.G.

43. 1963. Madagascar : distant home of american reptiles. *Animal Kingd.*, *66* : 18-22.

Dowling, H.G. et Savage, J.M.

44. 1960. A guide to the hemipenis : a survey of basic structure and systematic characteristics. *Zoologica*, *45* (1) : 17-28.

Drilhon, A.

45. 1968. Etude des protéines sériques des Poissons. Quelques aspects particuliers. *Ann. Biol.*, *7* (11-12) : 651-682.

Duméril, A.H.A.

46. 1856. Description de Reptiles nouveaux ou imparfaitement connus de la collection du Muséum d'histoire naturelle. *Arch. Mus. Hist. nat.*, *7* : 558.

Duméril, A.M.C. et Bibron, G.

47. 1837. Erpétologie générale, *4* : 361-365.

Duméril, C.A.M. et Duméril, A.H.A.

48. 1851. Catalogue méthodique de la collection des Reptiles; Gide et Baudry édit., Paris : 83-85.

Edinger, T.

49. 1955. The size of parietal foramen and organ in Reptiles. A rectification. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, *114* : 1-34.

Edmund, A.G.

50. 1969. Dentition; *in* Biology of the Reptilia; C. Gans édit., A. d'A. Bellairs et Th. S. Parsons coédit. ; Acad. Press, New York, London; Morphology, A, *1* (4) : 117-200.

Eibl-Eibesfeldt, I.

51. 1966 *a*. Beobachtungen über das innerartliche Kampfverhalten der Kielschwanzleguane (*Tropidurus*) des Galapagos-Archipels. *Z. Tierpsychol.*, *23* (6) : 672-676.

52. 1966 *b*. The fighting behavior of marine iguanas; *in* A discussion on ritualization of animals and man. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, *772* (251) : 475-576.

Source : MNHN, Paris

ETHERIDGE, R.

53. 1960. The relationships of the anoles (Reptilia : Sauria : Iguanidae). An interpretation based on skeletal morphology. Thèse Univ. Michigan (Univ. Microfilms Inc., Ann Arbor).

54. 1965. The abdominal skeleton of lizards in the family Iguanidae. *Herpetologica*, *21* (3) : 161-168, 2 fig.

FITZINGER, L.

55. 1843. Systema Reptilium (1 : Amblyglossae); Vindobonae, A. Braumüller : 76.

FOURNEL, A. (producteur) et BLANC, C.P. (directeur scientifique).

56. 1970. Habitat et mœurs d'un lézard de Madagascar : *Chalarodon madagascariensis*. Film 16 mm, ektachrome, sonore, durée : 24 mn.

FRAIR, W.

57. 1964. Turtle family relationships as determined by serological tests, *in* Ch. A. LEONE Taxonomic biochemistry and serology; Ronald Press C° : 535-544.

58. 1969. Aging of serum proteins and serology of marine turtles. *Serol. Mus.*, *42* : 1-10.

59. 1972. Taxonomic relations among Chelydrid and Kinosternid turtles elucidated by serological tests. *Copeia*, (1) : 97-108.

GEORGE, D. W. et DESSAUER, H.C.

60. 1970. Immunological correspondance of transferrins and the relationships of colubrid Snakes. *Comp. Biochem. Physiol.*, *33* : 617 - 627.

GORMAN, G.C. et ATKINS, L.

61. 1968. New karyotypic data for 16 species of Anolis (Sauria : Iguanidae) from Cuba, Jamaica, and the Cayman Islands. *Herpetologica*, *24* (1) : 13-21.

62. 1969. The zoogeography of lesser Antillean *Anolis* lizards : an analysis based upon chromosomes and lactic dehydrogenases. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, *138* : 53-80.

GORMAN, G.C., ATKINS, L. et HOLZINGER, T.

63. 1967. New karyotypic data on 15 genera of lizards in the family Iguanidae, with a discussion of taxonomic and cytological implications. *Cytogenetics*, 6 : 286-299.

GORMAN, G.C. et DESSAUER, H.C.

64. 1965. Hemoglobin and transferrin electrophoresis and relationships of island populations of *Anolis* lizards. *Science*, *150* : 1454-1455.

65. 1966. The relationships of *Anolis* of the *roquet* species group (Sauria : Iguanidae). I. — Electrophoretic comparison of blood proteins. *Comp. Biochem. Physiol.*, *19* : 845-854.

GORMAN, G.C. et SCHOCHAT, D.

66. 1972. A taxonomic interpretation of chromosomal and electrophoretic data on the agamid lizards of Israel with notes on some east african species. *Herpetologica*, *28* (2) : 106-112.

GORMAN, G.C., WILSON, A.C. et NAKANISHI, M.

67. 1971. A biochemical approach towards the study of reptilian phylogeny : evolution of serum albumin and lactic dehydrogenase. *Syst. Zool.*, *20*, (2) : 167-185.

GOSWAMI, M.N.D. et ROSENBERG, A.J.

68. 1968. Etude comparative de trois enzymes hépatiques métabolisant la tyrosine chez les Vertébrés au cours de l'évolution (tyrosine X - céto-glutarate aminotransférase, parahydroxyphénylpyruvate hydroxylase, homogentisate oxygénase). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, *267* (D) : 2224-2227.

Source : MNHN, Paris

GRABAR, P. et WILLIAMS, C.A.

69. 1955. Méthode immunoélectrophorétique d'analyse de mélanges de substances antigéniques. *Biochim. Biophys. Acta, 17* : 67 - 74.

GRANDIDIER, A.

70. 1869. Description de quelques animaux découverts, pendant l'année 1869, sur la côte ouest de Madagascar. *Rev. Mag. Zool.*, (2) *21* : 337-342.

GRANDIDIER, G.

71. 1934. Atlas des Colonies françaises, Protectorats et Territoires sous mandat de la France. Soc. Edit. géogr. marit. colon., Paris; 39 cartes.

GRAY, J.E.

72. 1831. Synopsis reptilium; *in* GRIFFITH's Animal Kingdom, *9* (1) : 136-137; (2) : 41.

73. 1845. Catalogue of the specimens of Lizards in the collections of the British Museum; E. Newman, London : 225 p.

GRIFFITH, E.

74. 1831. The Animal Kingdom by the baron Cuvier with additional descriptions; Whittaker édit., London, *9*, Reptilia : 110 p.

GUIBÉ, J.

75. 1954. Catalogue des types de Lézards du Muséum national d'Histoire naturelle; Colas édit., Bayeux : 119 p.

HAWKES, J.G.

76. 1968. Chemotaxonomy and serotaxonomy. The systematics association; Academic Press, London et New York, *2* : 299 p.

HOFFSTETTER, R. et GASC, J.P.

77. 1969. Vertebrae and ribs of modern Reptiles, *in* C. GANS et coll., the Biology of Reptilia; Acad. Press, New York, *1* (5) : 201-310.

HOOGSTRAAL, H., UILENBERG, G. et BLANC, C.P., 1967.

78. 1967. The *Argas Subgenus Secretargas* (Ixodoidea, Argasidae) in Madagascar. Description of *A* (*S.*) *echinops*, New Species and of the Adult and Nymph of *A.* (*S.*) *hoogstraali*. *Ann. Ent. Soc. America, 60* (1) : 149-162.

HUMBERT, H. et COURS DARNE, G.

79. 1965. Carte de Madagascar et notice; *in* Carte Internationale du Tapis végétal. *Trav. Sect. Sci. Inst. français Pondichéry*, hors série, [illegible] : 164 p.

JACKSON, L. et HUNSAKER, D.

80. 1970. Chromosome morphology of Sceloporine Lizards (*Sceloporus occidentalis* and *S. graciosus*). *Experientia, 26* : 198.

KAMINSKI, M.

81. 1964-65. Etude comparative des estérases sériques chez quelques espèces d'Oiseaux; *in* H. PEETERS, Protides of the biological fluids; Proceedings of the twelfth colloquium, Bruges, 1964; Elsevier publ. C°, *12* : 143-145.

82. 1969. Etude des enzymes et protéines sériques de la Caille. *Bull. Biol., 103* (3-4) : 419-434.

KAPLAN, N.O. et CIOTTI, M.M.

83. 1961. Evolution and differenciation of dehydrogenases. *Ann. N. Y. Acad., 94* : 701-722.

KAUDERN, W.

84. 1922. Sauropsiden aus Madagascar. *Zool. Jahrb.*, Syst., B, *45* : 423.

Source : MNHN, Paris

KONDO, N. et coll.

85. 1963. Document japonais de l'Institute for Breeding Research; Tokyo University of Agriculture : 20 p.

LAURENTI,

86. 1768. Spec. Med. syn. Rept. : 52.

LEBART, L. et FENELON, J.P.

87. 1971. Statistique et informatique appliquées. Dunod édit., Paris : 426 p.

LEONE, C.A.

88. 1964. Taxonomic biochemistry and serology; New York Ronald Press : 729 p.

LEWIS, J.H.

89. 1964-65. Plasma proteins of various Vertebrates; *in* H. PEETERS, Protides of the biological fluids; Proceedings of the twelfth colloquium, Bruges, 1964; Elsevier publ. C°, *12* : 149-154.

LINDSAY, D.T.

90. 1961. Properties of lactate dehydrogenase from developing chicken tissue. *Amer. Zool.*, *1* : 459.

LYNN, R.T.

91. 1965. A comparative study of display behavior in *Phrynosoma* (Iguanidae). *Southwest. Nat.*, *10* (1) : 25-35.

MC LAUGHLIN, E.T.

92. 1968. Electrophoretic patterns of tissue lactic dehydrogenase isoenzymes from three species of *Anolis* (Sauria : Iguanidae) in Puerto-Rico. *Herpetologica*, *24* (3) : 251-252.

MAHMOUD, I.Y. et KLICKA, J.

93. 1971. Developmental changes in lactate dehydrogenase isozymes of Turtles. *Life Sci. G. B.*, *10*, (2) : 955-960.

MARKERT, C.L.

94. 1962. Isozymes in kidney development, *in* J. METCOFF, Hereditary, developmental and immunologic aspects of kidney disease. Univ. Press, Evanston : 54-63.

95. 1963. Lactate dehydrogenase isozymes : dissociation and recombination of subunits. *Science*, *140* : 1329-1330.

MARKERT, C.L. et APPELLA, E.

96. 1963. Physiochemical nature of isozymes. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, *103* : 915.

MARKERT, C.L. et URSPRUNG, H.

97. 1962. The ontogeny of isozyme patterns of lactate dehydrogenase in the Mouse. *Developmental Biology*, *5* : 363-381.

MASAT, R.J. et DESSAUER, H.C.

98. 1968. Plasma albumins of reptiles. *Comp. Biochem. Physiol.*, *25* : 119-128.

MATTHEY, R.

99. 1970. Les chromosomes des Reptiles, *in* P.P. GRASSÉ, Traité de Zoologie. Masson, Paris, *14* (3) : 829-858.

MELVILLE, R.V.

100. 1971. Opinion 955. *Tropidogaster blainvillii* Duméril et Bibron, 1837 (Reptilia) : suppressed under the plenary powers. *Bull. Zool. Nomencl.*, *28* (1-2) : 26-27.

Source : MNHN, Paris

MERREM, B.

101. 1820. Tentamen syst. Amphib.; Krieger édit, Marburg : 56.

MERTENS, R.

102. 1933. Die Reptilien der Madagaskar. Expedition Prof. Dr H. Bluntschli. *Senckenbergiana, 15* : 260-274.

103. 1955. Studien über die Reptilienfauna Madagaskar : I. — Beobachtungen an einigen madagassischen Reptilien im Leben. *Zool. Gart.*, Leipzig, *22* (1-3) : 57-73.

METHUEN, P.A. et HEWITT, J.

104. 1913. On a collection of Reptiles from Madagascar made during the year 1911. *Ann. Transvaal Mus.*, *3* (4) : 188.

MOCQUARD, F.

105. 1894-1895. Sur les Reptiles recueillis à Madagascar de 1867 à 1885 par M. Grandidier. *Bull. Soc. Philom.*, *8* (7) : 93-111.

106. 1899-1900. Nouvelle contribution à la faune herpétologique de Madagascar. *Bull. Soc. Philom.*, *9* (2) : 93-111.

107. 1900. Diagnoses d'espèces nouvelles de Reptiles de Madagascar. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, *7* : 345-348.

108. 1901-1902. Sur une collection de Reptiles et de Batraciens recueillis par M. Alluaud dans le Sud de Madagascar. *Bull. Soc. Philom.*, 9e série, *4* (1) : 12.

109. 1909. Synopsis des familles, genres et espèces des Reptiles écailleux et Batraciens de Madagascar. *Nlles Arch. Mus.*, Paris, 5e série, *1* : 21-24.

MORAT, P.

110. 1969. Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviothermique d'Emberger. *Cah. ORSTOM*, série Biol., *10* : 117-132.

MORINEAU, A.

111. 1972. L'aspect descriptif de certaines techniques d'analyses de données. Centre Etudes Prospectives Economie Math. Appl. Planif., Paris : 1-92.

NEILL, W.T.

112. 1958. The occurence of amphibians and reptiles in saltwater areas, and a bibliography. *Bull. Mar. Sci. Gulf of Carribean, 8* (1) : 1-97.

NGUYEN H. ANH, J.

113. 1970. Le cône papillaire des reptiles. II. — Ultrastructure chez l'Oplure *Oplurus cyclurus* (Iguanidés). *Zeitschr. mikro. anat. Forschung.*, *82* (1) : 17-28.

NIELANDS, J.B.

114. 1952. Studies on lactic dehydrogenase of heart. I. — Purity, kinetics and equilibria. *J. Biol. Chem.*, *199* : 373-381.

OUCHTERLONY, O.

115. 1948. Antigen-antibody reactions in gels. *Arkiv. Kemi. Mineral. Geol.*, *26* (B) : 14.

PAULIAN, R. et RAHARIJAONA, H.

116. 1950. Deux cas de régénération tératologique chez le Lézard *Hoplurus sebae*. *Nat. malgache, 2* (2) : 143-144.

PECCININI, D.

117. 1970. Variação nos cromossomos do lagarto *Polychrus marmoratus* (Sauria, Iguanidae) de differentes localidades. *Rev. Brasil. Biol.*, *30* (1) : 1-4.

PENNOCK, L.A.; TINKLE, D.W. et SHAW, M.W.

118. 1969. Minute Y chromosome in the lizard genus *Uta* (family Iguanidae). *Cytogenetics, 8* : 9-19.

Source : MNHN, Paris

PETERS, W.

119. 1854. Uebersicht der in Mossambique gesammelten Schlangen und Eidechsen. *Bericht. Verhandl. König. Akad. Wiss. Berlin* : 616.

120. 1873. Ueber eine von Hon. F. Pollen und Van Dam auf Madagascar und anderen ostafrikanischen Inseln gemachte Sammlung von Amphibien. *Monats. Akad. Berlin*, : 792-795.

121. 1882. Reise nach Mossambique. Druck und Verlag von G. Reimer, Berlin; Zoologie, *3* : 31-37.

PETIT, G.

122. 1928. Sur le *Chalarodon madagascariensis* Peters. *Bull. Soc. zool. France*, *53* : 401-405.

ROUX, M.

123. 1968. Statistique mathématique : Un algorithme pour construire une hiérarchie particulière. Thèse Doctorat 3e cycle; I.S.U.P., Paris.

SALTHE, S.N.

124. 1969. Geographic variation of the lactate dehydrogenases of *Rana pipiens* and *Rana palustris*. *Biochem. Genet. U.S.A.*, *2* (4) : 271-303.

SALTHE, S.N. et NEVO, E.

125. 1969. Geographic variation of lactate dehydrogenase in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Biochem. Genet. U.S.A.*, *3* (4) : 335-41.

SAVAGE, J.M.

126. 1952. The correct generic names for the iguanid lizards of Madagascar and the Fiji islands. *Copeia*, (3) : 182.

SCHMIDT, W. J.

127. 1909. Beitrage zur kenntnis der Parietalorgane der Saurier. *Zeitsch. Wiss. Zool.*, *92* : 359-426.

SEBA, A.

128. 1734. Locupletissimi rerum naturalim thesauri accurata descriptio et iconibus artificiosissimis expressio per universam physices historiam; Amsterdam, 1.

SMITH, M.

129. 1967. Hand-book of lizards; Comstock publ. Co. (4e édit.) : 557 p.

TÊTEFORT, J. et WINTREBERT, D.

130. 1966. Effets édaphique et biotique de l'inversion pluviométrique des saisons, important facteur de pullulation des Acridiens migrateurs dans le Sud-Ouest malgache. *Entomophaga*, *11* (3) : 305-310.

URIEL, J.

131. 1960. Les réactions de caractérisation des constituants protéiques après électrophorèse et immuno-électrophorèse en gélose, *in* P. GRABAR et P. BURTIN, Analyse immunoélectrophorétique. Masson édit., Paris : 33-56.

WATERS, J.H.

132. 1969. Additional observations of southeastern Massachusetts insular and mainland populations of painted turtles, *Chrysemys picta*. *Copeia*, *1* : 179-182.

WILKINSON, J.H.

133. 1965. Isoenzymes; Spon édit., London : 158 p.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU ANNEXE : Liste et caractéristiques des stations pluviométriques à Madagascar, d'après P. MORAT (1969) (m = moyenne des minimums du mois le plus froid, Qt = coefficient pluviothermique; les numéros de référence correspondent à la figure 36).

STATIONS	N° de référence	m	Qt
Ambahivahibe	1	16,7	77,1
Ambalakondro	2	13,5	143,9
Ambanja	3	17,1	101,0
Ambararatra	4	18,2	52,5
Ambatobe	5	7,9	72,4
Ambato-Boeni	6	16,8	30,7
Ambatofinandrahana	7	7,5	42,5
Ambatolampy	8	6,1	106,4
Ambatomainty	9	14,4	43,4
Ambatondrazaka	10	12,0	33,9
Ambilobe	11	17,6	56,4
Ambodifototra	12	19,4	360,6
Ambodirano	13	10,9	86,7
Ambohibary	14	3,8	118,0
Ambohimandroso	15	8,3	31,6
Ambohimena	16	13,4	75,6
Ambositra	17	8,7	115,7
Ambovombe	18	12,3	13,1
Ampamaherana	19	8,4	145,1
Ampangabe	20	10,2	50,2
Ampanihy	21	11,9	8,0
Amparihy-Est	22	13,6	166,0
Ampasimpolaka	23	13,7	8,7
Ampatakamaroreny	24	10,5	83,7
Ampotaka	25	10,4	6,2
Analalava	26	19,4	76,0
Analamazaotra	27	10,3	135,5
Anarafaly	28	9,2	5,8
Andapa	29	13,5	161,3
Andemaka	30	14,9	120,3
Andilamena	31	11,3	29,8
Androka	32	14,2	3,6
Angavokely	33	8,2	115,4
Ankavandra	34	15,7	34,7
Ankazoabo	35	11,7	10,7
Ankazobe	144	8,9	52,7
Anosibe	36	12,0	156,4
Antalaha	37	18,1	224,0
Antanandava	38	11,5	5,7
Antanifosty	39	4,8	61,7
Antanimora	40	12,7	8,5
Antokazo	41	10,6	43,4
Antorembo	42	19,3	133,6
Antsakabary	43	14,2	42,6
Antsirabe-aérodrome	44	4,3	75,7
Antsirabe-école	45	5,6	81,8
Antsohihy	46	17,5	45,6
Arivoninamo	47	7,8	74,5

Source : MNHN, Paris

Stations	N° de référence	m	Qt
Babetville	48	10,1	42,4
Bealanana	49	10,7	46,7
Befandriana	50	17,9	54,8
Behara	51	10,7	8,0
Bekily	52	10,0	9,2
Bekodoka	53	15,2	33,6
Belo sur Tsiribihina	54	14,2	13,3
Beloha	55	11,8	6,3
Benenitra	56	11,9	10,4
Beroroha	57	12,6	10,1
Besalampy	58	16,8	30,1
Betanimena	59	12,4	3,1
Betioky sud	60	11,9	8,5
Betomba	61	14,8	18,1
Betroka	62	10,0	18,3
Bezaha	63	11,3	5,9
Brickaville	64	15,5	244,3
Cap Masoala	65	16,7	269,6
Diégo-Suarez	66	20,8	41,4
Fandriana	67	6,8	61,9
Farafangana	68	16,6	251,9
Faratsiho	69	6,3	120,2
Fenerive	70	16,8	245,0
Fianarantsoa	71	9,5	90,9
Fort-Dauphin	72	15,3	102,8
Ialatsara	73	7,3	98,5
Ifanadiana	74	12,0	174,5
Ihosy	75	10,9	18,9
Ivato	76	8,7	63,2
Ivoloina	77	16,6	266,4
Kandreho	78	16,6	48,7
Kianjasoa	79	10,8	66,4
Kianjavato	80	13,6	85,5
Mahabo	81	13,0	11,1
Mahajamba	82	14,1	27,6
Mahanoro	83	16,6	288,4
Maevatanana	84	18,2	48,0
Maintirano	85	18,1	31,0
Majunga-aéroport	86	17,5	47,0
Majunga-ville	87	19,6	55,3
Malaimbandy	88	14,1	48,3
Manakambahiny	89	11,2	71,6
Manakara	90	15,9	228,2
Manankazo	91	7,8	80,5
Mananara	92	17,5	235,1
Mananjary	93	15,8	253,1
Mandraka	94	8,2	145,7
Mandritsara	95	15,5	29,0
Mangindrano	96	9,0	53,5
Manja	97	14,1	12,3
Manjakatompo	98	5,5	158,6
Mantsoandakana	99	12,0	177,0

Source : MNHN, Paris

Stations	N° de référence	m	Qt
Maroantsetra	100	18,1	399,3
Marolambo	101	14,1	166,5
Marotandrano	102	16,2	24,8
Marovitsika	103	10,5	109,6
Marovoay	104	16,4	32,3
Miandrivazo	105	15,5	29,7
Miarinarivo	106	7,9	60,7
Midongy-Sud	107	11,0	118,7
Morafenobe	108	16,4	50,7
Moramanga	109	10,4	106,0
Morombe	110	13,2	4,1
Morondava	111	13,6	11,4
Nahampoana	112	19,2	174,2
Nanokely	113	3,5	130,5
Nosy Be	114	17,3	132,3
Nosy Varika	115	16,6	247,9
Port Bergé Vaovao	116	15,2	34,4
Ranohira	117	10,0	22,1
Rendirendry	118	15,3	315,1
Roussettes (les)	119	12,4	426,8
Sakaraha-ville	120	8,3	11,9
Sakaraha-forêt	121	7,9	10,4
Sambava	122	17,6	169,3
Soahindrariny	123	4,5	70,5
Soalala	124	17,0	29,9
Soanierana-Ivongo	125	17,5	438,6
Soavinandriana	126	7,4	117,6
Tamatave	127	16,7	374,6
Tambohorano	128	17,1	23,2
Tananarive-S.C.M.	129	9,4	92,0
Tananarive-observatoire	130	8,9	79,6
Tranoroa	131	11,0	7,2
Tsaramandroso	132	17,5	42,3
Tsaratanana	133	16,3	57,3
Tsiazompaniry	134	7,1	78,0
Tsihombe	135	12,1	10,1
Tsinjoarivo	136	7,1	96,4
Tsiroanomandidy	137	12,2	65,4
Tsivory	138	10,0	18,9
Tuléar-aéroport	139	14,1	3,9
Vatomandry	140	17,1	276,6
Vohemar	141	19,4	109,1
Vohidiala	142	11,4	43,5
Stations accessoires :			
Ambalavao	143	6,5	23,7
Antsampandrany	145	2,5	131,8
lac Anony	146	19,2	3,9
Nanisana	147	7,5	49,0

BIBLIOTHÈQUE MUSÉUM

Source : MNHN, Paris

INDEX ALPHABÉTIQUE

Chalarodon, 59.

cuvieri cuvieri, 28.

cyclurus, 20.

fierinensis, 42.

grandidieri, 47.

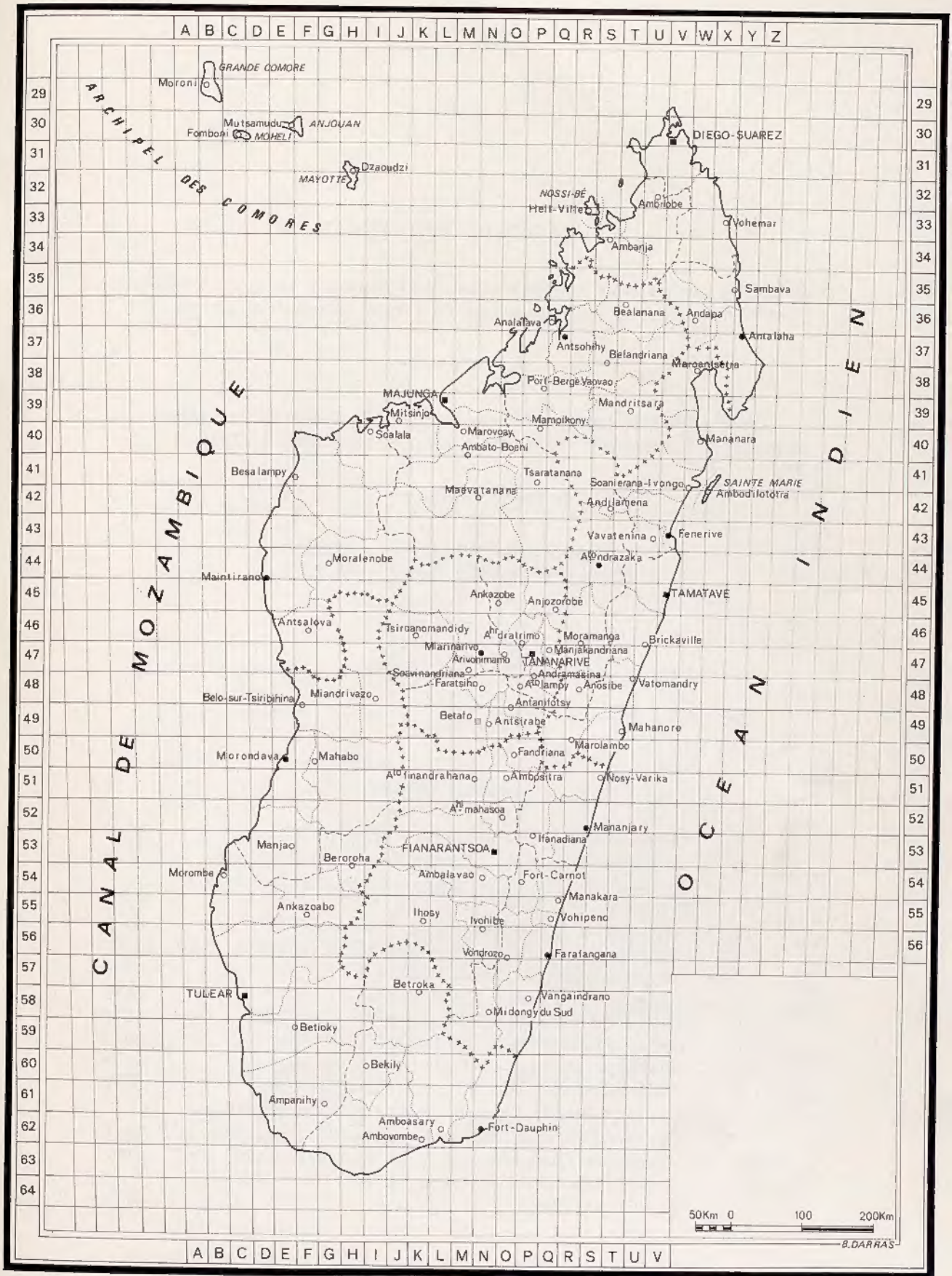
quadrimaculatus, 34.

madagascariensis, 59.

Oplurus, 20.

saxicola, 53.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

LA FAUNE DE MADAGASCAR

est publiée par livraisons séparées correspondant chacune à un groupe zoologique. L'ordre de publication est indépendant de l'ordre systématique général.

Adresser toute la correspondance concernant la « Faune de Madagascar » au Secrétaire de la « Faune » : P. VIETTE, 45 *bis*, rue de Buffon, 75005 Paris.

En vente à la Librairie René THOMAS
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

Date de publication de ce volume : 26 septembre 1977.

Fascicules publiés

I.	— Odonates Anisoptères, par le Dr F.-C. FRASER, 1956	50 F
II.	— Lépidoptères Danaidae, Nymphalidae, Acraeidae, par R. PAULIAN, 1956 (n'est plus vendu qu'avec la collection complète)	80 F
III.	— Lépidoptères Hesperiidae, par P. VIETTE, 1956	40 F
IV.	— Coléoptères Cerambycidae Lamiinae, par S. BREUNING, 1957	100 F
V.	— Mantodea, par R. PAULIAN, 1957	40 F
VI.	— Coléoptères Anthicidae, par P. BONADONA, 1957	50 F
VII.	— Hémiptères Enicocephalidae, par A. VILLIERS, 1958	40 F
VIII.	— Lépidoptères Sphingidae, par P. GRIVEAUD, 1959	80 F
IX.	— Arachnides. Opilions, par le Dr R.-F. LAWRENCE, 1959	40 F
X.	— Poissons des eaux douces, par J. ARNOULT, 1959	70 F
XI.	— Insectes. Coléoptères Scarabaeidae, Scarabaeina et Onthophagini, par R. PAULIAN; Helictopleurina, par E. LEBIS, 1960	60 F
XII.	— Myriapodes. Chilopodes, par le Dr R.-F. LAWRENCE, 1960	60 F
XIII.	— Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines, par R. PAULIAN, 1961	120 F

Source : MNHN, Paris

Fascicules publiés (suite)

		F français
XIV .	— Lépidoptères Eupterodidae et Attacidae, par P. Griveaud, 1961	80 F
XV.	— Aphaniptères, par le Dr Lumaret, 1962	60 F
XVI.	— Crustacés. Décapodes Portunidae, par A. Crosnier, 1962	60 F
XVII.	— Insectes. Lépidoptères Amatidae, par P. Griveaud, 1964	80 F
XVIII.	— Crustacés. Décapodes Grapsidae et Ocypodidae, par A. Crosnier, 1965	60 F
XIX.	— Insectes. Coléoptères Erotylidae, par H. Philipp, 1965	40 F
XX (1).	— Insectes. Lépidoptères Noctuidae Amphipyrinae (*part.*), par P. Viette, 1965	80 F
(2).	— *Id.* Amphipyrinae (*part.*) et Melicleptriinae, 1967	100 F
XXI.	— Octocoralliaires, par A. Tixier-Durivault, 1969	100 F
XXII.	— Insectes. Diptères Culicidae Anophelinae, par A. Grjebine, 1966	140 F
XXIII.	— Insectes. Psocoptères, par A. Badonnel, 1967	100 F
XXIV.	— Insectes. Lépidoptères Thyrididae, par P.E.S. Whalley, 1967	50 F
XXV.	— Insectes. Hétéroptères Lygaeidae Blissinae, par J.A. Slater 1967	50 F
XXVI.	— Insectes. Orthoptères Acridoidea (Pyrgomorphidae et Acrididae), par V. M. Dirsh et M. Descamps, 1968	100 F
XXVII.	— Insectes. Lépidoptères Papilionidae, par R. Paulian et P. Viette, 1968	80 F
XXVIII.	— Insectes. Hémiptères Reduviidae (1re partie), par A. Villiers, 1968	80 F
XXIX.	— Insectes. Lépidoptères Notodontidae, par S. G. Kiriakoff, 1969	100 F
XXX.	— Insectes. Dermaptères, par A. Brindle, 1969	50 F
XXXI.	— Insectes. Lépidoptères Noctuidae Plusiinae, par C. Dufay, 1970	100 F
XXXII.	— Arachnides. Araignées Archaeidae, par R. Legendre, 1970	60 F
XXXIII.	— Reptiles. Sauriens Chamaeleonidae, le genre *Chamaeleo*, par E.-R. Brygoo, 1971	150 F
XXXIV.	— Insectes. Lépidoptères Lasiocampidae, par Y. de Lajonquière, 1972	150 F
XXXV.	— Oiseaux, par Ph. Milon, J.-J. Petter et G. Randrianasolo, 1973	200 F

Source : MNHN, Paris

Fascicules publiés (suite)

F français

36. — Mammifères. Carnivores, par R. Albignac, 1974. . . . . 180 F
37. — Insectes. Coléoptères Carabidae Scaritinae, par P. Basilewsky, 1973 . . . . . 180 F
38. — Arachnides. Araignées Araneidae Gasteracanthinae, par M. Emerit, 1974 . . . . . 180 F
39. — Insectes. Lépidoptères Agaristidae, par S. G. Kiriakoff et P. Viette, 1974 . . . . . 120 F
40. — Insectes. Coléoptères Cerambycidae Parandrinae et Prioninae, par R. M. Quentin et A. Villiers, 1975. . . . . 180 F
41. — Insectes. Coléoptères Carabidae Scaritinae : II. Biologie, par A. Peyrieras. — III. Supplément à la Systématique, par P. Basilewsky, 1976 . . . . . 180 F
42. — Arachnides. Acariens Astigmata Listrophoroidea, par A. Fain, 1976 . . . . . 100 F
43 (1). — Insectes. Lépidoptères Lymantriidae (1re partie), par P. Griveaud, 1977 . . . . . 200 F
44. — Mammifères. Lémuriens (Primates Prosimiens), par J.-J. Petter, R. Albignac et Y. Rumpler, 1977 . . . . . 400 F
45. — Reptiles. Sauriens Iguanidae, par C. P. Blanc, 1977 . . . . 200 F

Imprimerie Nouvelle - 6582-77
53, quai de la Seine, Paris (19e)

Dépôt légal : 4e trimestre 1977

Source : MNHN, Paris